

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Silicificación de comunidades microbianas en complejos
vulcanosedimentarios: comparación entre una caldera
volcánica neoproterozoica del Anti-Atlas (Marruecos) y la
dorsal atlántica (Islandia)**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

Tania Barragán González

Director

J. Javier Álvaro

Madrid, 2018

SILICIFICACIÓN DE COMUNIDADES MICROBIANAS EN COMPLEJOS VULCANOSSEDIMENTARIOS

COMPARACIÓN ENTRE UNA CALDERA VOLCÁNICA NEOPROTEROZOICA DEL ANTI-ATLAS (MARRUECOS) Y LA DORSAL ATLÁNTICA (ISLANDIA)

Tania Barragán González

Director: J. Javier Álvaro (Instituto de Geociencias, CSIC-UCM, Madrid)
Tutora: Elena Moreno-Eiris (Universidad Complutense, Madrid)



FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS
UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

TESIS DOCTORAL

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

Silicificación de comunidades microbianas en complejos vulcanosedimentarios.
Comparación entre una caldera volcánica neoproterozoica del Anti-Atlas (Marruecos) y la dorsal atlántica (Islandia).

Tania Barragán González

2017

*Silicificación de comunidades microbianas en complejos
vulcanosedimentarios. Comparación entre una caldera neoproterozoica
del Anti-Atlas (Marruecos) y la dorsal atlántica (Islandia)*

Tania Barragán González

AGRADECIMIENTOS

Las personas que han colaborado desinteresadamente en la adquisición y configuración de los datos microscópicos y analíticos que aparecen en esta monografía han sido Mónica Sánchez-Román (Vrije University, Ámsterdam), Laura Tormo y Alberto Jorge (MNCN, Madrid), Xabier Arroyo (CAI-UCM, Madrid), Jorge Esteve (UCM, Madrid), Samuel Zamora (IGME, Zaragoza), Diego García-Bellido (Universidad de Adelaida) y Viviane Bout-Rouzameilles, Sébastien Clausen, Lea Dévaere, Philippe Récourt y Thomas Servais (USTL, Lille).

ÍNDICE

	pág.
Resumen	7
Abstract	8
1. Introducción	9
2. Objetivos	13
3. Metodología	15
4. Estromatolitos silicificados ediacáricos del Complejo de caldera Oued Dar'a en el Supergrupo de Ouarzazate, Anti-Atlas, Marruecos	25
5. Silicificación de tapices microbianos en el campo geotermal de Seltún, Islandia	49
6. Conclusiones	85
7. Referencias	89
8. Anexos	99
8.1 Barragán, T. & Álvaro, J.J. 2012. Neoproterozoic chemohermes capping barite seep networks, Kaarta Mountains, Mali. "The Neoproterozoic Era: Evolution, Glaciation, Oxygenation", Fermor Meeting. The Geological Society, Londres. Abstracts.	101
8.2 Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D.C., Zamora, S. & Álvaro, J.J. 2013. New mid-Cambrian palaeoscolecid sclerites of <i>Hadimopanella oezgueli</i> from the Cantabrian Mountains, Northern Spain. "3rd IGCP 591 Annual Meeting", Lund. Abstracts.	107
8.3 Álvaro, J.J. & Barragán, T. 2014. Alkaline lake embedded in the Ouarzazate Supergroup at Amane n'Tourhart, western Sagro inlier. In: Devaere, L., Clausen, S. & Álvaro, J.J. (eds.), Stratigraphic Overview of the Ediacaran-Cambrian from the Anti-Atlas, Morocco (USTL, Lille). Fieldtrip Guide, IES-ISCS Meeting in Ouarzazate (Morocco), 59-61.	115
8.4 Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D., Zamora, S. & Álvaro, J.J. 2014a. New mid-Cambrian palaeoscolecid sclerites of <i>Hadimopanella oezgueli</i> from the Cantabrian Mountains, northern Spain. GFF 136, 22-25.	123
8.5 Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D., Zamora, S. & Álvaro, J.J. 2014b. <i>Hadimopanella oezgueli</i> Gedik, 1977: a palaeoscolecid sclerite useless for taxonomic purposes. Palaeontologia Electronica 17.3.42A, 20 p.	131

RESUMEN

Esta tesis doctoral presenta un estudio comparativo sobre la conservación de fábricas y texturas microbianas en dos complejos vulcanosedimentarios: (1) la caldera de Oued Dar'a, en el Ediacárico terminal del Supergrupo de Ouarzazate (Anti-Atlas oriental, Marruecos), que representa la fase terminal de la Orogenia Pan-Africana, y (2) el campo geotermal de Seltún en la península de Reyjkanes (Islandia), situada en la parte septentrional de la dorsal atlántica actual. El objetivo incluye la caracterización de los medios sedimentarios de calderas volcánicas, en los que se han registrado varios procesos de biomineralización, principalmente relacionados con la silicificación de *biofilms*, tapices y estromatolitos microbianos, a partir del estudio de sus facies sedimentarias, fábricas y texturas microbianas y el registro de procesos diagenéticos, en su aspecto petrológico, mineralógico y geoquímico. Para ello se ha realizado un estudio analítico y microscópico, a escala centimétrica, milimétrica y nanométrica, de los restos microbianos a partir de los microscopios petrográfico y electrónico de barrido (MEB), acoplados a espectrómetros de energía dispersiva de rayos X (*Energy Dispersive X-Ray Spectrometry*, EDS), catodoluminiscencia (CL) y difracción de rayos X (DRX).

Los procesos de silicificación y recristalización (ópalo → calcedonia y/o cuarzo) obliteran la morfología microbiana original, pero la composición química, temperatura y pH original de los fluidos mineralizadores ejercen una influencia directa en las condiciones de partida que permiten preservar algunos *Konservat Lagerstätten* en el registro geológico. La comparación entre pseudomorfos microbianos del Ediacárico y costras microbianas actuales permite interpolar las condiciones sedimentarias y de diagénesis precoz necesarias para preservar con nitidez las texturas microbianas originales. Las condiciones físico-químicas originales precisan de fluidos de baja temperatura y pH cercanos a condiciones neutras, lo que elimina cualquier medio vulcanosedimentario con yacimientos hidrotermales de alta temperatura, la mayoría relacionados con la presencia de yacimientos con sulfuros metálicos de interés económico.

ABSTRACT

This PhD thesis documents a study that aims to make a comparison about the preservation of microbial fabrics and textures in two volcanosedimentary complexes: (i) the Oued Dar'a caldera exposed in the uppermost Ediacaran Ouarzazate Supergroup (eastern Anti-Atlas, Morocco), which represents the end of the Pan-African Orogeny, and (ii) the Seltun geothermal area of the Reykjanes Peninsula (Iceland), located in the present-day exposures of the northern Mid-Atlantic Ridge. The aim of this work is the characterization of the sedimentary environments recorded in both volcanic calderas, which exhibit a wide variety of biomineralization processes, mainly related to silicification of biofilms, mats and stromatolites. The study is based on the analysis of sedimentary facies, microbial fabrics and textures and the record of diagenetic processes, focused on their petrologic, mineralogical and geochemical features. The latter include a dataset of analytical and microscopic results, at the cm, mm and nm scale yielded by the petrographic and Scanning Electron Microscopy (SEM) microscopies, Energy-Dispersive X-Ray Spectroscopy (EDS), cathodoluminescence (CL) and X-Ray Diffraction (XRD) analyses.

Silicification processes and subsequent neomorphism of silica (opal → chalcedony and/or quartz) destroy the original microbial morphology, but the chemical composition, temperature and pH of the hydrothermal fluids primarily control the preservation of *Konservat Lagerstätten* in the geological record. The comparison between Ediacaran and present-day, microbial pseudomorphs allows an interpolation of the sedimentary and early-diagenetic conditions necessary for the preservation of pristine microbial remains. The physico-chemical framework of the original subaqueous environment includes distinct parameters, such as low temperature and near-neutral pH values. These conditions preclude any volcanosedimentary environment associated with high-temperature base-metal sulphide ore deposits of economic interest.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

Debido a la falta de esqueleto mineralizado, las comunidades microbianas fosilizan únicamente bajo condiciones tafonómicas excepcionales. La más común registrada durante el Precámbrico y el Fanerozoico se relaciona con la producción de minerales carbonatados, principalmente aragonito y calcita, formando unas estructuras frecuentemente laminadas denominadas estromatolitos y, a partir del Neoproterozoico (1000-545 Ma), junto a otras estructuras grumosas conocidas como trombolitos. Una de las definiciones más aceptadas para entender el significado de la palabra estromatolito la describe como estructuras órgano-sedimentarias laminadas, originalmente de composición carbonatada (Riding, 1991), producto de la actividad metabólica de asociaciones de microorganismos que incluyen arqueobacterias, bacterias, cianobacterias, hongos y cualquier tipo de alga o protozoo de tamaño microscópico. La interacción entre diversidad microbiana y factores ambientales (como profundidad del agua, energía de las mareas y olas, frecuencia en la exposición subaérea y tasa de sedimentación) controla directamente la morfología de los estromatolitos, que varía desde formas planares a dómicas y columnares.

Las comunidades microbianas se han incorporado al registro fósil gracias a su mineralización *in vivo* o relacionada con los procesos de diagénesis precoz, antes de su enterramiento profundo, recristalización y procesos de reemplazamiento mineral. A ambos casos se le aplica el término de biomineralización, que implica el reemplazamiento de la materia orgánica (que se transformará en kerógeno) a todo tipo de compuestos inorgánicos aportados por el medio, entre los que destacan el carbonato (aragonito, calcita y dolomita), la sílice, los óxidos de hierro (hematites y goetita), el fosfato (apatito) o la pirita. La biomineralización se desarrolla predominantemente de forma contemporánea al crecimiento de las comunidades microbianas e incluye dos procesos, la biomineralización inducida (Lowenstan, 1981) y la biomineralización controlada (Mann, 1983, 2001; Konhauser, 2007; Konhauser & Riding, 2012). La biomineralización inducida es aquella en la que los minerales son precipitados de manera pasiva (sin un control o mecanismo regulador) a partir de las interacciones secundarias entre los organismos (como los procesos metabólicos, que reducen el pH y modifican el Eh, o el contacto entre la pared celular o algún producto de secreción como las sustancias poliméricas extracelulares, EPS) y el ambiente externo. Lo contrario ocurre con la biomineralización controlada donde los organismos sí son parte activa en la biomineralización, ejerciendo un control sobre la nucleación, crecimiento, morfología e incluso composición química de los cristales, mediante estructuras organogénicas diseñadas a tal efecto (como ocurre en los cocolitofóridos y algunas bacterias magnetotácticas, Mann, 2001; Konhauser, 2007; Konhauser & Riding, 2012).

La biomineralización externa no bioinducida es ajena a la propia comunidad microbiana, la padece (eliminándola en un medio extremo), tolera (adaptándose a ella en perjuicio de las comunidades más estenotópicas) o se desarrolla (condiciones óptimas de la comunidad euritópica, que pasa a monopolizar el medio). Las comunidades pueden así, por

ejemplo, fosfatizarse, silicificarse o dolomitizarse, gracias a la influencia externa del medio, pasando a formar parte (de forma pasiva) del registro fósil.

La biomineralización externa no bioinducida hace referencia a una incrustación y/o permineralización de la comunidad microbiana, donde se produce una precipitación, en ocasiones secundaria, de minerales cuyo origen no está relacionado con ningún proceso metabólico o fisiológico de los microorganismos (fosfatización, silicificación y dolomitización). Se trata de un proceso relacionado con la diagénesis temprana. Este término ha sido previamente empleado, aunque de manera imprecisa, en algunas publicaciones (Nassar *et al.*, 2003; Keren *et al.*, 2015; Gibbs *et al.*, 2016) en los que se hace referencia a un proceso de precipitación secundaria sobre otro biomineral o sobre el organismo. Según Konhauser (2007) son mecanismos externos que preservan las morfologías microbianas y el caso de la “silicificación” lo incluye el autor en el apartado sobre la “fosilización”, como otro mecanismo de preservación excepcional.

Uno de los procesos de biomineralización externa que más ha contribuido al conocimiento de las comunidades microbianas de la Tierra primitiva es la silicificación. El reemplazamiento de comunidades microbianas (algunas capaces de inducir la precipitación de aragonito/calcita) por sílice, es un proceso ampliamente realizado en medios vulcanosedimentarios, es decir, en aquellos ambientes donde se registran todo tipo de actividades volcánicas e hidrotermales y bajo condiciones subacuáticas, tanto continentales (aluvial, fluvial y lacustre) como marinas. La recristalización de la sílice suele conllevar inevitablemente la pérdida de las morfologías microscópicas que, junto a los análisis de isótopos y biomarcadores, permiten reconocer la biodiversidad de estas asociaciones.

Algunos cherts precámbricos conservan texturas y fábricas microbianas frágiles y delicadas (Knoll & Xiao, 2003), lo que permite deducir que el paso del tiempo no es el único proceso que afecta directamente a las condiciones tafonómicas de preservación. Se trata de auténticos yacimientos de preservación excepcional, lo que se conoce en la literatura geológica como *Konservat Lagerstätten* (Seilacher *et al.*, 1985) o *taphonomic window* (Butterfield, 2003). En los casos que se abordan a continuación no es el rápido recubrimiento sedimentario de los restos orgánicos lo que ha favorecido su preservación, sino su silicificación contemporánea y la no intervención durante los procesos de diagénesis precoz y tardía de procesos destructivos de silicificación secundaria, reemplazamiento o recristalización.

La conservación en ópalo de pseudomorfo microbianos en calderas precámbricas se sitúa en el origen de la práctica totalidad del registro microbiano arcaico. Se reconocen los primeros fósiles microbianos en el registro fósil a partir de su silicificación en *Konservat Lagerstätten* y no como preservación en carbonatos (Schopf & Packer, 1987; Schopf, 1993; Brasier *et al.*, 2002; Kazmierczak & Kremer, 2002, 2009a,b; Schopf *et al.*, 2007). La búsqueda de Vida Primitiva se ha desarrollado en las últimas décadas en cherts precámbricos y no carbonatados (más sensibles a procesos de recristalización), donde la silicificación ha preservado las dimensiones y morfologías originales de bacterias, cianobacterias y hongos (Westall *et al.*, 1995; Bartley, 1996; Kazmierczak & Kremer, 2002;

Toporski *et al.*, 2002; Kazmierczark *et al.*, 2004). Ejemplos destacados en el Precámbrico y Fanerozoico se conocen en el chert de Gunflint, Canadá (Barghoorn & Tyler, 1965, Awramik & Barghoorn, 1977), el chert de Bitter Springs, Australia (Schopf, 1968; Schopf & Blacic, 1971), el Supergrupo Belcher de las islas homónimas en Canadá (Hoffmann, 1976), el Grupo McArthur de Australia (Oehler, 1978), el chert devónico de Rhynie (e.g., Trewin, 1994; Trewin *et al.*, 1996; Krings *et al.*, 2007; Preston & Genge, 2010) o los Sudetes en Polonia (Kremer, 2006; Kazmierczak & Kremer, 2009a,b; Kremer *et al.*, 2012).

La comparación tafonómica con emanaciones hidrotermales y campos geotermiales actuales resulta imprescindible a la hora de reconocer los procesos diagenéticos que han obliterado la conservación excepcional de sistemas microbianos. La bibliografía sobre ejemplos actuales es inabarcable, dado su interés biogeoquímico y microbiano. Destacan los ejemplos estudiados en Kenia (Renaut & Owen, 1988; Renaut *et al.*, 1998, 2002), Yellowstone en Estados Unidos (Braunstein & Lowe, 2001; Berelson *et al.*, 2011), Indonesia (Kazmierczark & Kempe, 2004; Benzerara *et al.*, 2006), México (Kazmierczark *et al.*, 2011), las islas de Nueva Zelanda (Jones *et al.*, 2004, 2005), Tonga (Kazmierczark & Kempe, 2006; Kempe & Kazmierczark, 2012, Kremer *et al.*, 2012), así como controles experimentales realizados en laboratorio (e.g., Francis *et al.*, 1978; Westall *et al.*, 1995; Gunnarsson & Arnórsson, 2000; Toporski *et al.*, 2002; Handley *et al.*, 2005, 2008; Orange *et al.*, 2013).

1.1 Planificación de la tesis

La autora se incorporó el 03.10.2011 al Proyecto de Excelencia del entonces Ministerio de Ciencia e Innovación (MICINN) “Comunidades extremófilas ediacarienses y cámbricas en los *rifts* del Atlas (Marruecos) y la Montaña Negra (Francia), Gondwana Occidental” (referencia CGL2010-19491) con una beca-contrato (referencia BES-2011-049311) en el Centro de Astrobiología (INTA-CSIC) de Torrejón de Ardoz, Madrid.

Inicialmente, el proyecto de doctorado comprendió tres fases:

- (1) La realización de un estudio sobre la biomineralización y problemas parataxonómicos reconocidos en unos microfósiles fosfáticos del Cámbrico de la región Cantábrica (género *Hadimopanella*) (octubre de 2011 a abril de 2012).
- (2) El estudio microscópico y analítico sobre muestras hidrotermales previamente muestreadas en (2a) el *cap* carbonatado ediacárico (pos-glaciación marinoense) de Kayes (cuenca de Taoudéni, Mali) y (2b) la cuenca de subducción del tránsito cambro-ordovícico preservada en las cercanías del lago Baljash (Burubaital, Kazakstán).
- (3) Y la participación en cuatro campañas de campo con el objetivo de muestrear una selección de comunidades microbianas asociadas a depósitos hidrotermales en (3a) el *rift* cámbrico de la Montaña Negra (Macizo Central francés, junio de 2012), (3b) el *rift* arcaico de Póngola

(Sudáfrica, agosto de 2012), (3c) la fase terminal de la orogenia panafricana (Ediacárico) en el Anti-Atlas central (Marruecos, octubre de 2012) y (3d) la dorsal atlántica cuaternaria (Islandia, julio de 2013). Sobre estas muestras se desarrolló el estudio de microscopía y analítica correspondiente.

1.2 Laboratorios involucrados

Los estudios de microscopía y analítica geoquímica han sido realizados en el Laboratorio de Geología Planetaria del Centro de Astrobiología de Torrejón de Ardoz (manipulación y extracción de micromuestras y microscopio petrográfico), el Museo de Ciencias Naturales de Madrid (MEB-EDS y Catodoluminiscencia-CL cálida), el Departamento de Paleontología y el Centro de Asistencia a la Investigación (CAI) de la Universidad Complutense de Madrid (microscopio petrográfico, MEB-EDS, análisis XRD y cromatógrafo de gases) y el CAI de la Universidad de Vigo (microtomografía computerizada). Gracias a una beca a la movilidad de personal investigador, financiada desde el Ministerio de Economía (MINECO), la doctoranda realizó una estancia de tres meses en la Universidad francesa de Lille I (del 06.04.2014 al 06.07.2014), donde disfrutó de libre acceso al laboratorio de microscopía y analítica de la UMR 8198 EEP CNRS (microscopía petrográfica, MEB-EDS, RAMAN, CL-fría/cálida y XRD).

1.3 Redacción de la tesis

La monografía presentada aquí respeta escrupulosamente las “normas de obligado cumplimiento” publicadas por la UCM en su página <https://www.ucm.es/normas-de-presentacion-encuadernacion-de-la-tesis>.

Las definiciones a pie de página pretenden aclarar algunos conceptos terminológicos, destacándose su carácter descriptivo vs. genético, con los que ha discrepado un evaluador anónimo a través de la Comisión de Doctorado.

CAPÍTULO 2

OBJETIVOS

El objetivo principal de esta tesis es entender qué procesos sedimentarios y de diagénesis precoz han controlado la conservación excepcional del registro microbiano en medios vulcanosedimentarios de diferentes edades geocronológicas. El desarrollo de comunidades microbianas en ambientes geotermales ha sido continuo a lo largo del tiempo geológico, reconociéndose como análogo actual cualquier área bajo influencia geodinámica activa con actividades volcánicas e hidrotermales asociadas.

En concreto, se pretende realizar un análisis comparado entre medios vulcanosedimentarios de diferentes edades y marcos geodinámicos (tanto extensionales o de *rift* como compresivos u orogénicos), en los que la aproximación al problema se realice incluyendo aspectos de macroescala (geometría de los depósitos microbianos y su relación con el medio ambiente; escala: 10-1000 cm), mesoescala (fábricas y texturas microbianas; 1-100 mm) y microescala (reconocimiento de unidades microbianas; < 1 mm). Los objetivos concretos de la tesis incluyen: (1) el reconocimiento de microfacies y microfósiles silicificados de conservación excepcional, así como los controles físico-químicos (sedimentarios y de diagénesis precoz) que han controlado la pérdida de las morfologías de origen microbiano indiscutible; (2) la identificación de la alteración tafonómica (fase fosildiagenética) de dichas microfacies y microfósiles silicificados y de sus productos diagenéticos finales; (3) la interpretación de los procesos de precipitación, recristalización, cementación y reemplazamiento de las fases minerales reconocidas en estos medios vulcanosedimentarios y su influencia en la identificación correcta de comunidades microbianas (sean *biofilms*, tapices microbianos o estromatolitos); y (4) la caracterización geoquímica de los procesos diagenéticos que han afectado a las comunidades microbianas desde su crecimiento hasta el muestreo de sus seudomorfos en superficie.

Debido al diferente grado de conservación de las muestras estudiadas, la primera procedente de una caldera volcánica ediacárica del Anti-Atlas marroquí y la segunda de un campo geotermal actual de la dorsal atlántica en Islandia, los objetivos se han adaptado a la conservación tafonómica de los carbonatos y ópalo microbiano.

(1) El objetivo del capítulo centrado en la caldera ediacárica marroquí es la realización de un estudio comparativo entre los procesos diagenéticos registrados en los sedimentos carbonatados de tres depresiones lacustres seleccionadas en el interior de la caldera. Se describen los procesos de dolomitización y silicificación que afectaron a sus estromatolitos lacustres. Por último, se realiza una breve comparación con los procesos de silicificación que se registran actualmente en algunos sistemas lacustres del *rift* de África oriental.

(2) En el siguiente capítulo, centrado en un campo geotermal actual de Islandia, se aborda el estudio de los procesos de biomineralización externa que afectan actualmente a las costras microbianas que tapizan el lecho de meandros abandonados, expuestos subaéreamente gracias a las modificaciones en el caudal registradas estacionalmente y a la propia dinámica de la red fluvial. Los principales objetivos de estudio son: (1) el estudio de la macro y microfacies de las texturas microbianas, (2) la identificación e individualización de formas microbianas a escala submicroscópica, (3) la caracterización de los procesos diagenéticos tempranos de reemplazamiento “materia orgánica \rightarrow sílice”, así como (4) los procesos diagenéticos posteriores que han alterado la textura original hasta hacerla irreconocible. Todos estos datos permitirán reconstruir un contexto general del paleoambiente en el que se desarrollan las costras microbianas de este campo geotermal.

CAPÍTULO 3

METODOLOGÍA

Las muestras de rocas seleccionadas en las campañas de campo realizadas en el Anti-Atlas (tres semanas) e Islandia (dos semanas), 95 en total, fueron cortadas transversal y paralelamente al plano de estratificación (Tabla 1).

caldera	afloramiento	siglas	muestras	XRD	MEB	CL	log	2D
Oued Dar'a	semigraben aluvial	OD	10	3	2	2	no	sí
	bioconstrucción							
	caldera	TIZ	20	4	6	6	no	sí
	Amane-n'Tourhart	AM	35	4	6	6	no	sí
Seltún	lecho fluvial	KRI	30	25	12	2	no	no

Tabla 1. Muestreo de rocas en los tres afloramientos de la caldera Oued Dar'a (Marrucos) y el campo geotermal de Seltún (Krísuvík, Islandia) con información de su siglado, cantidad de muestras, selección para análisis de difracción de rayos X, microscopio electrónico de barrido (MEB), catodoluminiscencia (CL) y situación de muestras en columnas estratigráficas, a partir de cortes 2D en afloramiento o, puntualmente, tomadas del lecho de un meandro abandonado (KRI).

Los cortes fueron fotografiados previamente a la realización de láminas delgadas, sobre las que se realizaron los siguientes estudios y análisis: (1) determinación de las microfacies y fábricas microbianas a través del microscopio y lupa petrográficos, (2) reconocimiento de ultraestructuras inferiores a las 100 μm a partir del microscopio electrónico de barrido (MEB), (3) análisis semicuantitativo de elementos mayores a partir de la espectroscopía de energía dispersiva de rayos X (EDS) en el MEB, (4) análisis de elementos luminiscentes (principalmente Mn, Mg y Fe, que resultan inhibidores o luminiscentes en función de su estado de oxidación) a partir de la catodoluminiscencia cálida (anexa al MEB), así como (5) análisis mineralógico mediante difractogramas de rayos X. La recopilación de datos y su representación se han realizado mediante programas estadísticos y de imagen, como *Excel*, *Grapher*, *Surfer* o *Photoshop*.

2.1 Microscopio petrográfico

El microscopio petrográfico o lupa polarizada es una de las técnicas más utilizadas en geología. Permite la identificación de minerales a partir de sus propiedades ópticas, así como sus texturas y la clasificación de las rocas. Esta técnica se fundamenta en el uso de luz polarizada, es decir aquella en la que las ondas vibran en un solo plano (y no en múltiples planos, como la luz natural). En realidad, un microscopio petrográfico presenta dos polarizadores, uno situado por debajo del condensador y el diafragma (llamado polarizador) y otro entre la muestra y el observador (analizador; Fig. 1).

Cuando coinciden las direcciones de los planos de vibración de ambos polarizadores, la luz transmitida se observa en nícoles paralelos (Fig. 2A). Al contrario, al

girar uno de los polarizadores, la cantidad de luminosidad capaz de atravesar ambos polarizadores disminuye progresivamente, hasta llegar a anularse cuando las direcciones de los planos de vibración de ambos polarizadores son perpendiculares en posición de nícoles cruzados (Fig. 2B).

Combinando las posiciones de nícoles paralelos y cruzados se pueden observar las características ópticas de los minerales, el relieve con nícoles paralelos y el color de interferencia con nícoles cruzados.

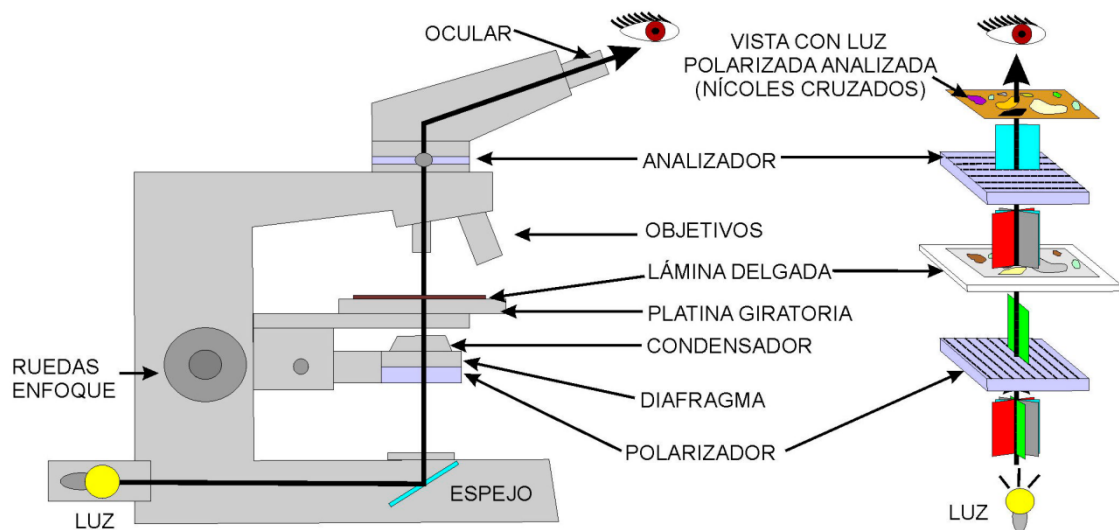


Figura 1. Esquema de los principales elementos del microscopio petrográfico y relación de cada uno de ellos con las propiedades de la luz y la observación de láminas delgadas de minerales y rocas (tomado de Acero Salazar *et al.*, 2013).

Las láminas delgadas de las rocas se obtienen mediante corte y pulido (Ques & Tritlla, 1997) hasta alcanzar espesores cercanos a 0,03 mm.

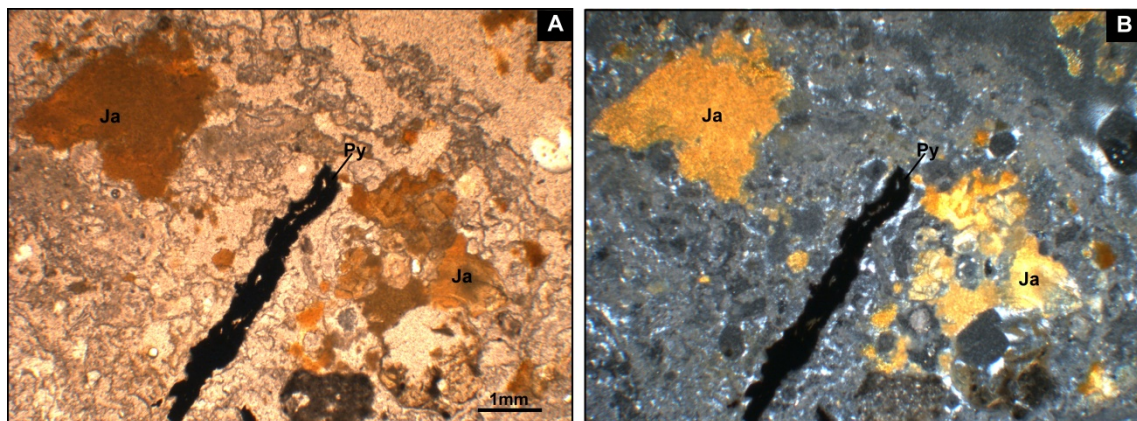


Figura 2. Lámina delgada realizada sobre ópalo de Seltún (Islandia) en la que aparecen cristales xenomorfos (transportados) de jarosita (Ja) y una costra de pirita (Py) rodeados por una matriz de sílice amorfa mezclada con materia orgánica. **A.** Vista con nícoles paralelos donde la jarosita se observa en un tono naranja pardo, la pirita es opaca y la matriz (muy porosa) muestra sílice amorfa (ocre claro) mezclada con materia orgánica

(ocre oscuro). **B.** Vista con nicoles cruzados donde destaca la alta birrefringencia de la jarosita (amarillo de tercer orden) y tonos grises de los clastos de ópalo.

2.2 Microscopio electrónico de barrido (MEB)

El fundamento de la microscopía electrónica de barrido o MEB se basa en la emisión de un haz de electrones, emitidos por un cátodo de tungsteno. El haz inicial es concentrado mediante una serie de lentes electromagnéticas que producen una disminución de su diámetro hasta hacerse casi puntual (cercano a los 10 nm). Al mismo tiempo que este haz atraviesa la columna su intensidad disminuye, es decir, se reduce la cantidad de electrones primarios, desplazándose sobre la superficie de la muestra a modo de un pincel que va barriendo la muestra con continuas idas y venidas (Fig. 3).

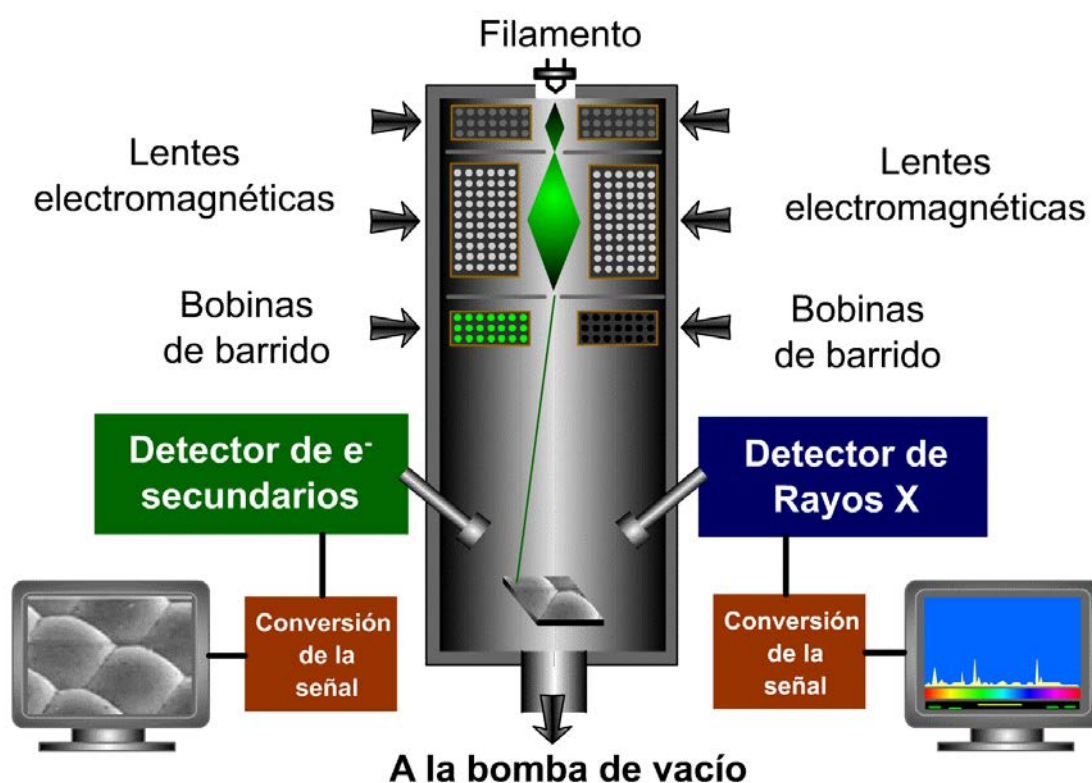


Figura 3. Esquema de un microscopio electrónico de barrido donde se muestran las componentes principales (tomado de <http://quimica.unab.cl/laboratorio-de-analisis-de-solidos>).

Las imágenes que se obtienen en el microscopio electrónico de barrido corresponden a la señal recibida por los electrones secundarios o retrodispersados que aparecen tras la interacción del haz primario con la muestra. Para facilitar esta emisión de electrones, la muestra se metaliza recubriéndola con una pequeña capa de un metal conductor, como el oro. Al alcanzar el haz primario la superficie de la muestra se generan principalmente tres tipos de partículas: (1) electrones retrodispersados, con menor resolución de imagen pero mayor contraste para reconocer la topografía de la superficie, (2) electrones secundarios, con los que obtenemos las imágenes de alta resolución y (3) rayos

X, que permiten realizar un análisis del espectro gráfico de la composición química de la muestra analizada.

Los microscopios electrónicos utilizados en la analítica fueron el FEI INSPECT (MEB con cámara ambiental) y el SEM-ESEM del Museo de Ciencias Naturales de Madrid y el QUAN TAX QX2 de la Universidad de Lille (Francia). Estos microscopios han proporcionado imágenes electrónicas útiles en la identificación de fases minerales, de forma semicuantitativa, en función de su electrodensidad o coloración de las imágenes de BSE en función de la composición química del mineral y su peso atómico (Reed, 2005): los minerales más electrodensos son más oscuros (o con menor brillo), mientras que los menos electrodensos son más claros (o con mayor brillo; Fig. 4A-B). En condiciones de alto vacío las muestras sin pulido metalográfico muestran estructuras en relieve (Fig. 4C-D) y morfologías tridimensionales.

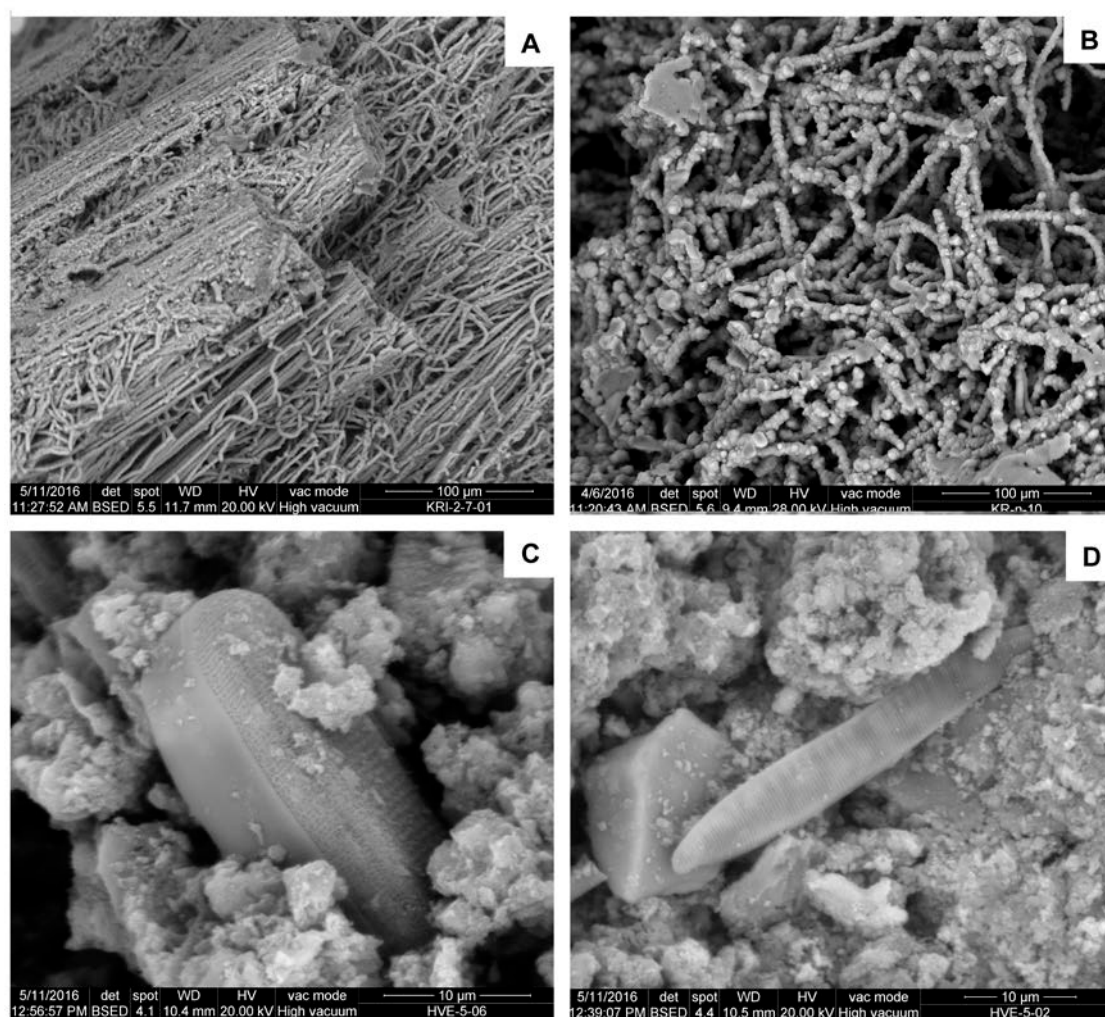


Figura 4. Fotografías tomadas con el MEB de ópalo. **A.** Tapiz microbiano formado por filamentos subparalelos al plano de estratificación; campo geotermal de Seltún, Islandia. **B.** Detalle de un tapiz microbiano donde se observa la disposición al azar de los filamentos y la porosidad resultante; campo geotermal de Seltún, Islandia. **C-D.** Frústulas de diatomeas inmersas en una matriz de ópalo y rodeadas por cristales poligonales de jarosita; campo geotermal de Hveragellir, Islandia.

2.3 Espectroscopía de Energía Dispersiva (EDS) acoplado al MEB

Los microscopios MEB suelen disponer de detectores analíticos acoplados. El más común es el Espectrómetro de Energía Dispersiva, así como la Catodoluminiscencia (CL) cálida. El primer analizador proporciona una analítica semicuantitativa de elementos mayores, que puede representarse mediante análisis puntuales (Fig. 5), líneas de corte o cartografías de superficie en cortes 2D (Fig. 6), lo que facilita el reconocimiento de fases mineralógicas.

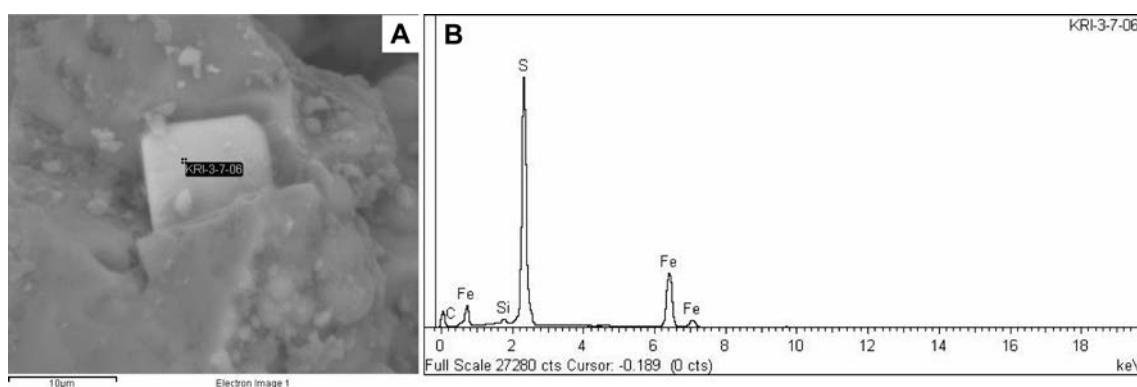


Figura 5. Análisis semicuantitativo EDS sobre una pirita (A), parcialmente silicificada, donde pueden observarse las reflexiones relativas a la emisión del azufre (S) y el hierro (Fe); ópalo del campo geotermal de Seltún, Islandia.

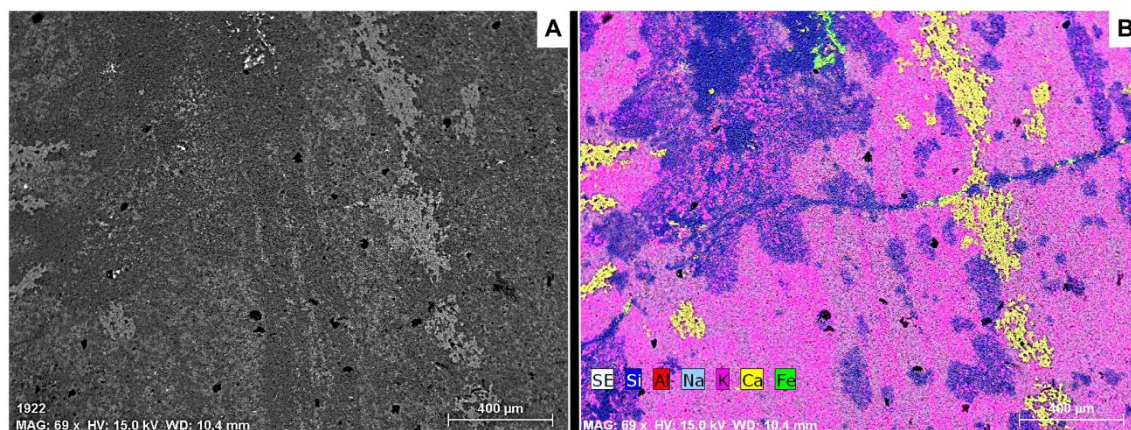


Figura 6. **A.** Fotografía tomada con el MEB de un material zeolítico, parcialmente silicificado, procedente de la caldera de Oued Dar'a, Anti-Atlas, Marruecos. **B.** Cartografía (BSE) de elementos mayores de la imagen anterior, donde destaca la presencia de arcillas y zeolitas (rosa: K-Na), calcita (amarillo: Ca), oxi-hidróxidos de hierro (verde: Fe) y cuarzo (azul: Si).

2.4 Catodoluminiscencia (CL) acoplada al MEB

Algunos materiales emiten luz visible como respuesta a la incidencia de haces de electrones. Este fenómeno, conocido como catodoluminiscencia (CL), permite reconocer impurezas y fases de precipitación diagenética que poseen variaciones mínimas en

componentes luminiscentes. Entre ellos, destacan las variaciones en la relación Mn^{2+}/Fe^{2+} en un cristal determinado. Esta relación, controlada directamente por el estado de oxidación (*redox*) de los fluidos que atraviesan la permeabilidad del medio, varía a lo largo de la diagénesis, por lo que modificaciones en el estado *redox* suelen reconocerse fácilmente con este método.

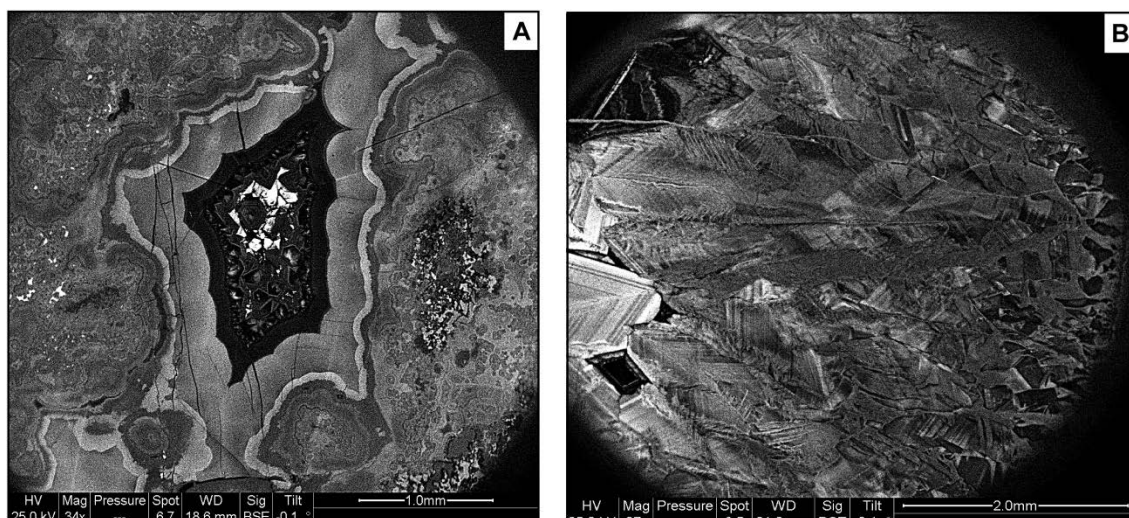


Figura 7. Imágenes obtenidas por la técnica de CL (cálida). **A.** Crecimiento zonal de calcedonia marcado por diferentes grados de luminiscencias. **B.** Mosaicos de cristales euhedrales de megacuarzo preservando sus líneas de crecimiento originales; procesos de silicificación reconocidos en Amané, Anti-Atlas, Marruecos.

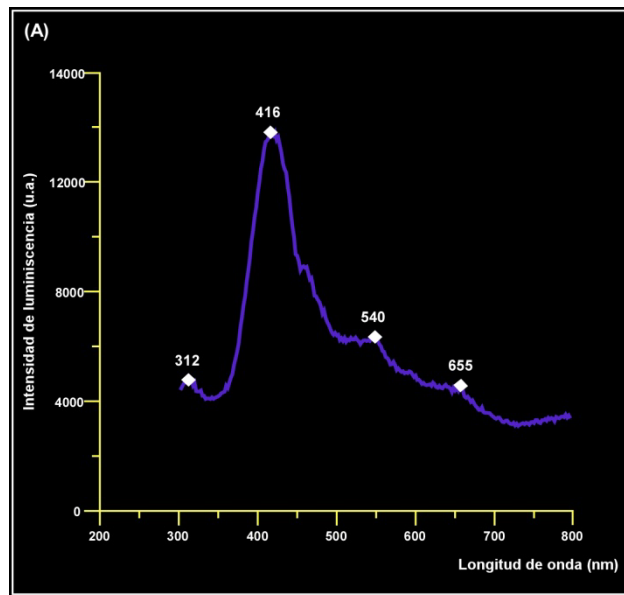


Figura 8. Espectro de emisión de CL cuyos picos de emisión (312, 416, 540 y 655 nm) representan distintas bandas de emisión de luminiscencia, correspondiente a diferentes precipitados de sílice amorfa (ópalo) en el campo geotermal de Seltún, Islandia (página anterior).

El analizador de catodoluminiscencia (CL) de cátodo cálida, acoplado al MEB, proporciona imágenes y análisis espectrales de luminiscencia claves para el reconocimiento de precipitados de sílice, que permiten reconocer la transición entre el ópalo amorfo y el

cuarzo y la calcedonia cristalizados. Estos aparecen generalmente como crecimientos zonados o bandeados de cementos con diferente luminiscencia (Fig. 7A-B). Sus espectros de emisión permiten identificar, en masas de ópalo amorfo y uniforme, diferentes procesos de silicificación, así como cuantificar sus señales de luminiscencia (Fig. 8).

2.5 Difracción de Rayos-X (XRPD) en polvo

La Difracción de Rayos X (*X-ray Diffraction analysis*, XRD) es una técnica analítica que permite determinar la estructura cristalina de los minerales. De este modo, se obtiene información cualitativa y cuantitativa sobre las fases minerales que componen una muestra, así como nociones sobre la estructura atómica, molecular y cristalina y otras propiedades a nivel microestructural, como son el tamaño cristalino y las texturas cristalográficas.

La técnica XRPD se apoya en la ley de Bragg (Fig. 9). Al incidir un haz de rayos-X, de longitud de onda conocida, sobre una estructura cristalina se genera una dispersión de las radiaciones generadas por las nubes electrónicas de los átomos que constituyen el cristal. Las reflexiones procedentes por cada tipo de átomo interfieren entre ellas. La ley de Bragg se cumple cuando las interferencias sean constructivas, de tal forma que la diferencia de longitud de caminos entre los rayos 1' y 2' procedentes de los planos con el mismo tipo de átomo sea igual a un número entero de longitudes de onda (Skoog *et al.*, 2002; Pecharsky & Zavalij, 2009; Fultz & Howe, 2013; Guinebretière, 2013).

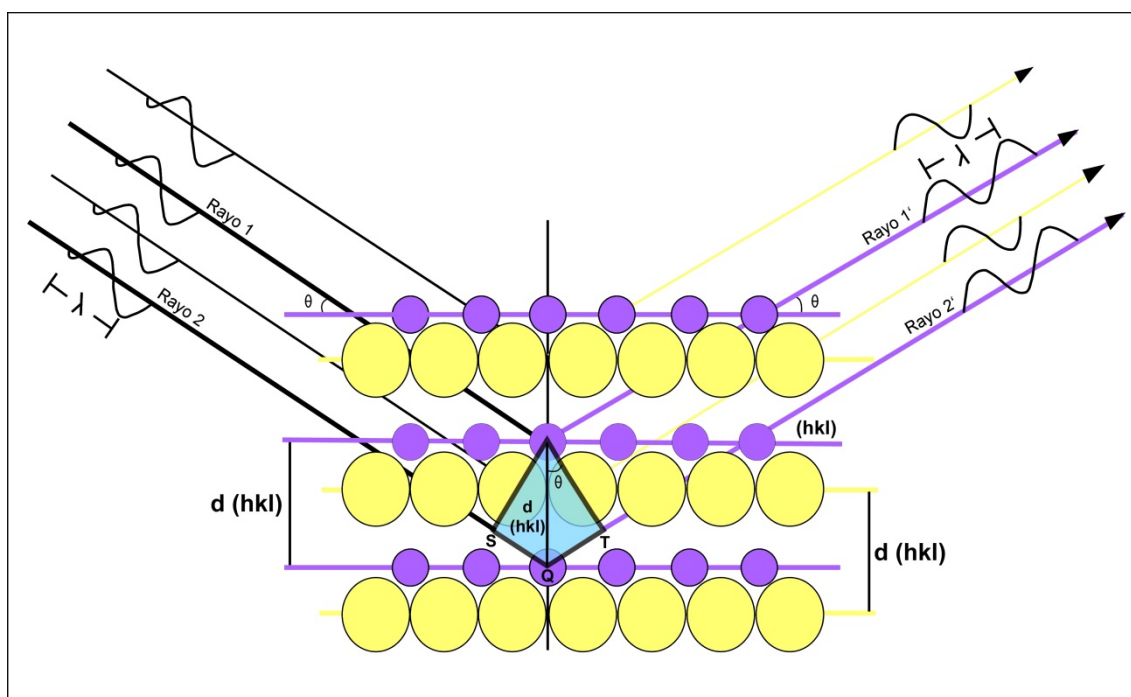


Figura 9. Ilustración de una estructura cristalina en la que se cumple la Ley de Bragg; se observan planos cristalinos con índices de Miller hkl y espaciado d_{hkl} , formados por átomos de distinto tipo (morados y amarillos); modificado de Guinebretière (2013).

A partir de este proceso se obtienen dos informaciones básicas que han sido de vital importancia en el ámbito de la cristalografía: (1) la geometría de difracción de los rayos

proporciona la geometría de la red cristalina, es decir, los espaciados interplanares que presenta un determinado cristal y (2) la intensidad de los rayos difractados informa sobre la naturaleza y posición de los átomos dentro de un cristal.

Los análisis de difracción de rayos-X realizados en esta tesis (muestras de ópalo de Islandia: Fig. 10A-D y de la caldera volcánica: Fig. 10E-F) fueron procesadas siguiendo el protocolo descrito en Bout-Roumazelles *et al.* (1999) e interpretados a partir de las bases de datos PDF-2, PDF-4, COD y AMSCD.

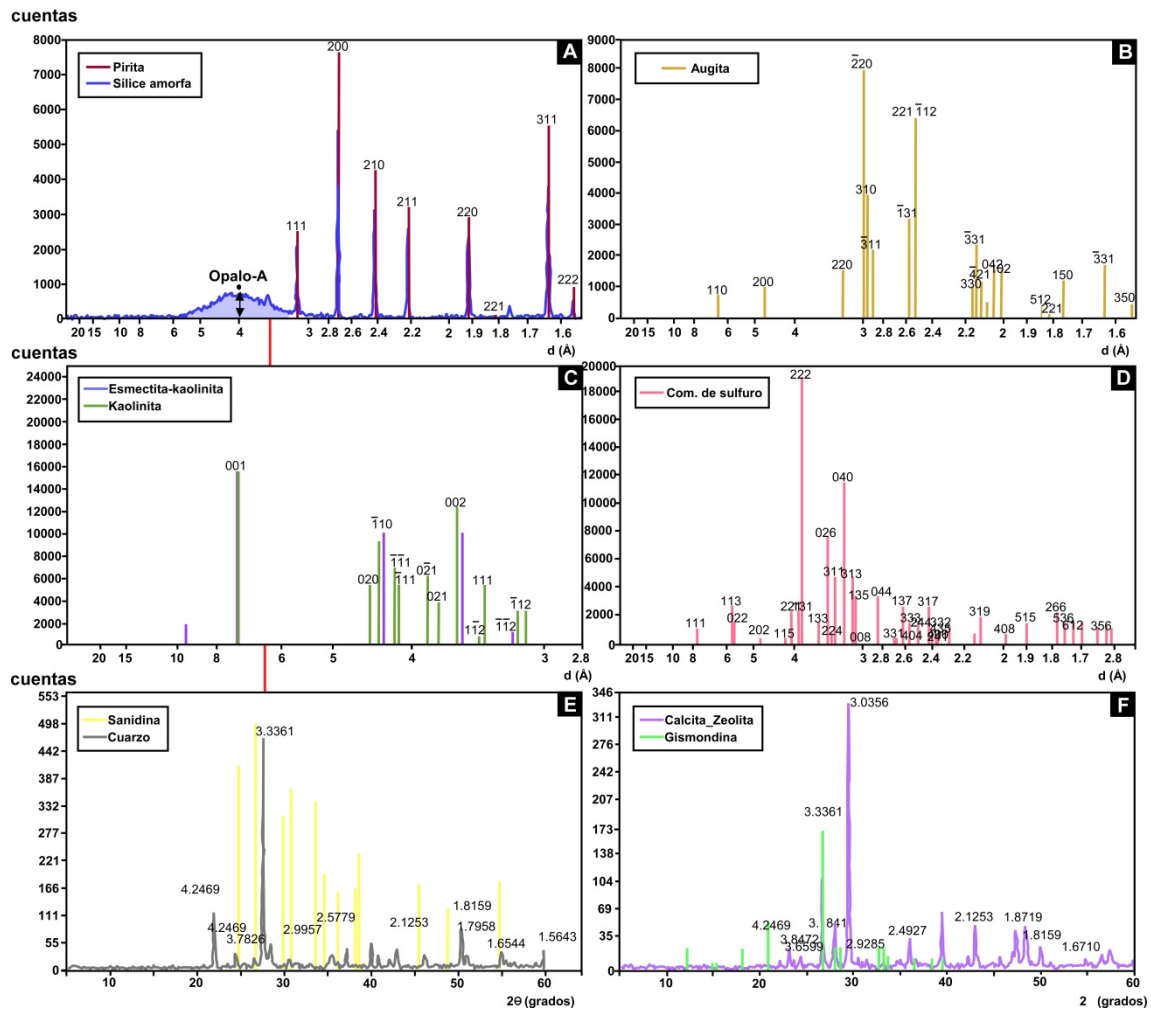


Figura 10. Difractogramas de las muestras de Seltún y la caldera volcánica de Oued Dar'a. **A.** Pirita y ópalo-A con sombreado de una reflexión centrada en 4.1 Å que caracteriza al ópalo-A amorfo (Herdianita *et al.*, 2000a). **B.** Augita. **C.** Interestratificado esmeralda-caolinita y caolinita. **D.** Sulfuro. **E.** Sanidina y cuarzo. **F.** Calcita, zeolita y gismondina.

Las muestras fueron molidas hasta obtener un polvo fino homogéneo que posteriormente se deposita en un soporte. Se identifican 2 fases de sílice: (1) microcristalino con una línea de difracción próxima a los 4.257 Å (hkl: 100) (Herdianita *et al.*, 2000a) y (2) ópalo-A, altamente desordenada y caracterizada por una amplia banda difusa centradas a los 4.1 Å aproximadamente (equivalente a 0,41 nm; ver en Herdianita *et al.*, 2000a). También se han identificado otros minerales, como la augita $[(Ca,Na)(Mg,Fe,Al,Ti)(Si,Al)_2$

O₆] por sus tres mayores reflexiones en: 2.999 Å (hkl: 221), 2.526 Å (hkl: 221, 112), 2.961 Å (hkl: 310); la pirita [FeS₂] por sus principales reflexiones a 2.7055 Å (hkl: 200), 1.6333 Å (hkl: 311) y 2.4209 Å (hkl: 210); compuestos de sulfuros evidenciados por sus reflexiones a 3.85 Å (hkl: 222), 3.21 Å (hkl: 040) y 3.44 Å (hkl: 026); la sanidina [(K,Na)(Si,Al)₄O₈] con reflexiones a 5.867 Å (hkl -111) y 3.325 Å (hkl 220); la calcita [CaCO₃] con reflexiones a 3.035 Å (hkl 104) y 2.285 Å (hkl 113); y la gismondina [Ca₂(Si₄Al₄)O₁₆·8H₂O] con reflexiones a 3.340 Å (hkl 300) y 4.270 Å (hkl -121).

Para el análisis de minerales arcillosos, las muestras fueron primeramente descarboxatadas con 0.1 N de HCl y posteriormente desfloculadas con lavados repetidos en agua destilada. La fracción de tamaño arcilla (<2 µm) fue aislada por decantación (ley de Stokes) y posteriormente concentrada mediante centrifugación. La alícuota extraída se extendió sobre un portaobjetos. Los minerales arcillosos pueden ser caracterizados por su espesor de lámina sumado a la distancia interlamina en los análisis de XRD de agregados orientados (Brindley & Brown, 1980).

Los minerales arcillosos identificados en estas muestras han sido: (1) la esmectita, que se caracteriza por un pico a 15 Å en una muestra secada al aire (temperatura ambiente, humedad relativamente moderada) y que puede expandirse a 17-18 Å en preparaciones con etilenglicol y reducción a 10 Å tras su calentamiento a 300°C; (2) la illita, que presenta un pico basal a 10 Å en cualquiera de los tests (secada al aire, glicolada o calentada); (3) la caolinita (Fig. 10C), caracterizada por picos a 7 Å y 3.57 Å, tanto en muestras no tratadas como después de la saturación en etilenglicol; ambos picos desaparecen o son fuertemente reducidos después del calentamiento; (4) los interstratificados de esmectita-caolinita (Fig. 10C), que muestran picos a 7.25 Å, 4.31 Å y 3.55 Å que desaparecen o se ven fuertemente reducidos tras el calentamiento.

Los difractogramas fueron obtenidos en la Universidad de Lille (Francia), a través de un difractómetro Bruker D4 Endeavor acoplada con un detector de Lynxeye (radiación CuKα y filtro de Ni). Las condiciones de voltaje y corriente de tubo fueron respectivamente 30 kV y 30 mA.

CAPÍTULO 4

ESTROMATOLITOS SILICIFICADOS EDIACÁRICOS DEL COMPLEJO DE CALDERA OUED DAR'A EN EL SUPERGRUPO DE OUARZAZATE, ANTI-ATLAS, MARRUECOS

1. Introducción

Los procesos de silicificación originados por aportes de fuentes no biogénicas son escasos en el registro geológico de medios lacustres y suelen asociarse a ambientes volcánicos afectados por la actividad hidrotermal (*sinters* silíceos) o por la interacción de fluidos alcalinos con minerales volcanogénicos que, controlados por los cambios de temperatura o pH, inducen la precipitación de sílice inorgánica (Krainer & Spötl, 1998; Maliva *et al.*, 2005; Ma *et al.*, 2011). Un ejemplo actual donde se registra la precipitación de sílice abiogénica se desarrolla en las cuencas lacustres actuales que forman parte del *rift* africano oriental (*East African Rift System*). Estas depresiones albergan lagos someros, en su mayoría de carácter alcalino, originados por la tectónica extensional regional y en regiones semiáridas que registran fuertes variaciones estacionales, tanto en las precipitaciones como en la tasa de evaporación, causando variaciones drásticas en su profundidad y salinidad (MacIntyre & Melack, 1982; Verschuren, 1999). En algunas ocasiones pueden verse afectados por la actividad de surgencias hidrotermales que vierten su contenido directamente en el sustrato lacustre (*sinter* sublacustrino *sensu* Renault *et al.*, 2002). Estos procesos influyen en la precipitación mineral que se registra en el sedimento lacustre y que será afectada por procesos diagenéticos en condiciones de pH variable. En los ambientes de *rift* continental suele generarse una amplia variedad de depósitos carbonatados, muchos de los cuales se relacionan con la actividad microbiana (Harris *et al.*, 2013) y pueden experimentar diferentes procesos de silicificación y ferruginización (Behr & Röhricht, 2000; Renault *et al.*, 2002).

Un ambiente análogo de edad ediacárica de los actuales lagos del este africano se encuentra en el Complejo de Caldera Oued Dar'a (CCOD), que incluye los materiales vulcanosedimentarios que afloran dentro de la Caldera volcánica de Oued Dar'a y sus alrededores, en las cercanías de Ouarzazate (Anti-Atlas oriental, Marruecos). En el CCOD se han registrado varios episodios de productividad carbonatada microbiana de carácter lacustre, interrumpidos por la entrada de terrígenos aluviales y fluviales, así como la propia actividad volcánica explosiva (ignimbritas) (Álvaro *et al.*, 2010).

2. Situación geológica y estratigráfica

El Supergrupo de Ouarzazate es una sucesión vulcanosedimentaria de espesor máximo cercano al kilómetro, que se extiende a través del Anti-Atlas y parte del Alto Atlas. Las rocas del supergrupo se depositaron durante el Ediacárico terminal (615-550 Ma) y su sedimentación representa la fase final de la Orogenia Pan-Africana (Thomas *et al.*, 2002; Gasquet *et al.*, 2005, 2008; Benziane, 2007; Pouclet *et al.*, 2007; Michard *et al.*, 2008; Walsh *et*

al., 2012; Álvaro *et al.*, 2014). El supergrupo se encuentra dividido en dos grupos, denominados Imlas y Mançour por Walsh *et al.* (2012). Estos materiales volcánicos afloran en numerosos macizos (ojales, *inliers* o *boutonniers*) del Anti-Altas, que exponen rocas de un basamento metamórfico e ígneo de edad proterozoica, apareciendo más extensamente en la parte central del macizo del Saghro y la parte septentrional del macizo de Bou Azzer-El Graara (Fig. 11A). Los materiales del Grupo de Mançour, menos deformados, descansan en discordancia angular sobre el Grupo de Imlas. La geoquímica de estos materiales volcánicos caracteriza un magmatismo de composición calcoalcalina rico en potasio a shonshonítico, dentro de un ambiente de arco volcánico (Thomas *et al.*, 2002; El Baghdadi *et al.*, 2003; Gasquet *et al.*, 2005, 2008; Walsh *et al.*, 2012). En el margen occidental del macizo del Saghro, las rocas volcánicas de ambos grupos incluyen pequeños afloramientos de depósitos lacustres parcialmente carbonatados. Este estudio se centra principalmente en los afloramientos situados en las siguientes áreas (Fig. 11B):

1. Caldera de Oued Dar'a, localizada al noroeste de la localidad de Tizgui. Se trata de una estructura volcánica colapsada, de contorno subrectangular y unos 18 km de largo por 11 km de ancho. El material que rellena la estructura está formado por más de 500 m de ignimbritas con mineralizaciones de Cu, Ba, Mn y Fe (Harrison *et al.*, 2008). La caldera se encuentra limitada por dos grandes fallas direccionales, denominadas del Jebel Azouguiygh-n-Tazoult y Awzou-n-Wallows, orientadas según una dirección NE-SO y relacionadas con un esfuerzo transtensivo (Walsh *et al.*, 2012). Los depósitos sedimentarios estudiados dentro de la estructura de la caldera se encuentran en la margen izquierda de la cabecera del barranco u Oued Dar'a (Fig. 11B). Los afloramientos son decamétricos, lenticulares y se encuentran rellenando semigrábenes o paleodepresiones, discordantes a base y recubiertos por ignimbritas.

2. Amane-n'Tourhart es un afloramiento localizado 3 km al SO de la estructura de la caldera Oued Dar'a, entre los pueblos de Amane-Issougri y Ait Saoun. Aparece cortado por la carretera de Ouarzazate-Agdz (km. 464). Su afloramiento carbonatado (Fig. 11B), de escala decamétrica, representa un depósito lacustre con estructuras estromatolíticas (Choubert & Faure-Muret, 1970). Estos estromatolitos, parcialmente silicificados, muestran estructuras dómicas y columnares y fueron estudiados de forma exhaustiva por Raaben (1980) y Álvaro *et al.* (2010). Los depósitos carbonatados asociados se encuentran rellenando una paleodepresión limitada por coladas andesíticas. Litoestratigráficamente, el depósito lacustre pertenece al Grupo de Mançour (Walsh *et al.*, 2012).

El sistema volcánico formado por la caldera y el afloramiento de Amane-n'Tourhart forman parte del CCOD. En el corte geológico de la figura 11C se muestra los depósitos estromatolíticos identificados en ambas áreas sobreimpuesto al mapa geológico de Walsh *et al.* (2012) (Fig. 11B). En él puede comprobarse de forma esquemática cómo los depósitos estromatolíticos de Amane son estratigráficamente más modernos que los de la caldera.

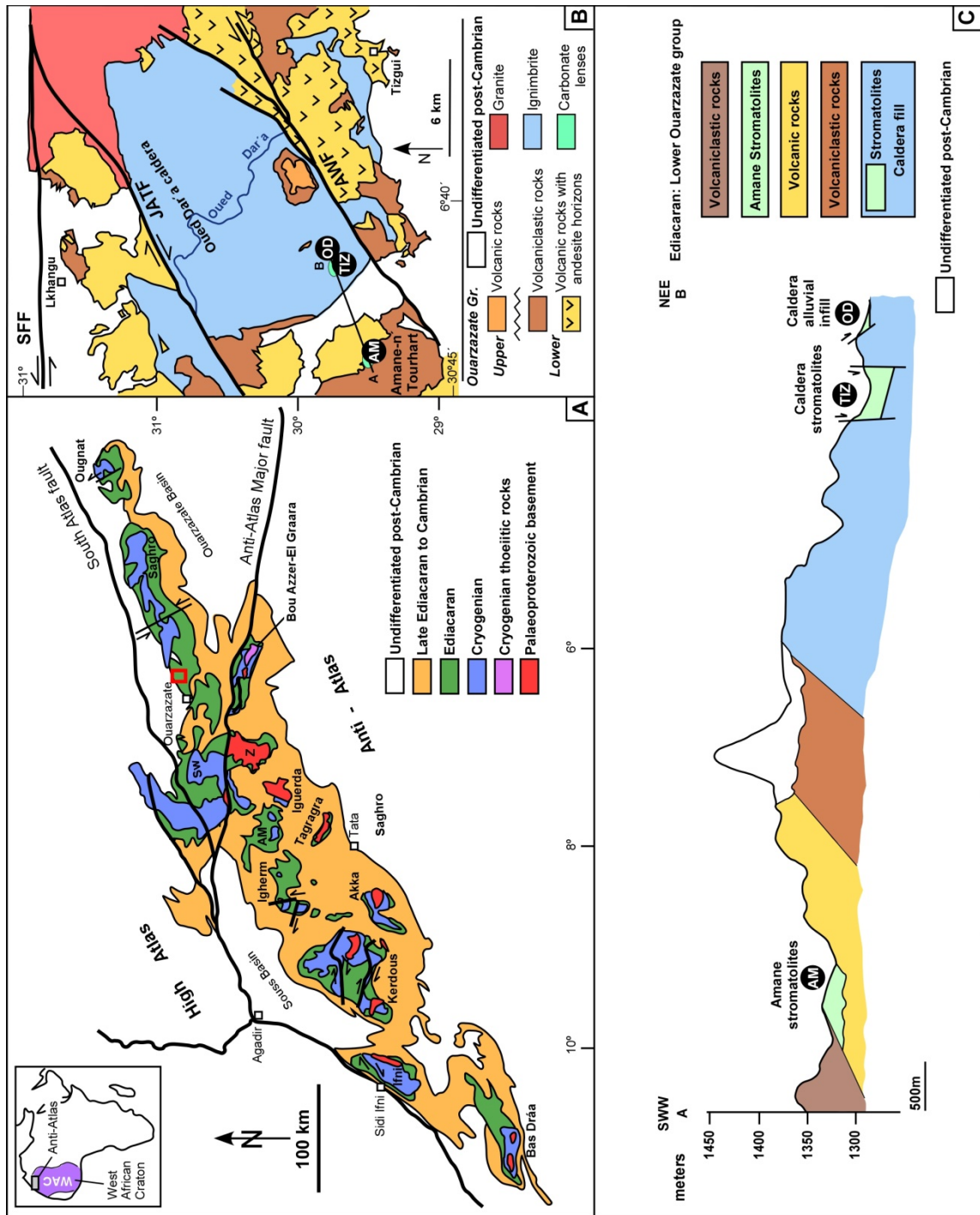


Figura 11. A. Mapa geológico simplificado del Anti-Atlas mostrando la posición de los principales macizos precámbricos (modificado de Gasquet *et al.*, 2005). **B.** Mapa geológico simplificado del área donde se sitúa la estructura de la Caldera Oued Dar'a (modificado de Walsh *et al.*, 2012) con la localización de los principales afloramientos carbonatados descritos en el texto. **C.** Corte geológico y representación esquemática de los materiales que afloran dentro de la caldera; Am Amane n Tourhart, OD semigraben relleno con conglomerados oncolíticos, TIZ graben relleno con biohermos microbianos.

3. Facies carbonatadas en la Caldera de Oued Dar'a

El estudio de las facies de la caldera de Oued Da'ra se ha centrado en dos afloramientos representados en la columna estratigráfica de la [figura 12](#). Ambos, junto con el de Amane, presentan señales de silicificación que se tratarán en detalle en el apartado de diagénesis. El primer afloramiento (coordenadas: 30° 49' 30,24" N y 6° 40' 12,84" O) corresponde al relleno de un semigraben de 25,7 m de extensión con potencia máxima de 3 m, representado por la superposición de canales conglomeráticos que, hacia techo, evolucionan a conglomerados oncolíticos. Su contacto basal está limitado por fallas normales listricas y su techo aparece sellado por ignimbritas.

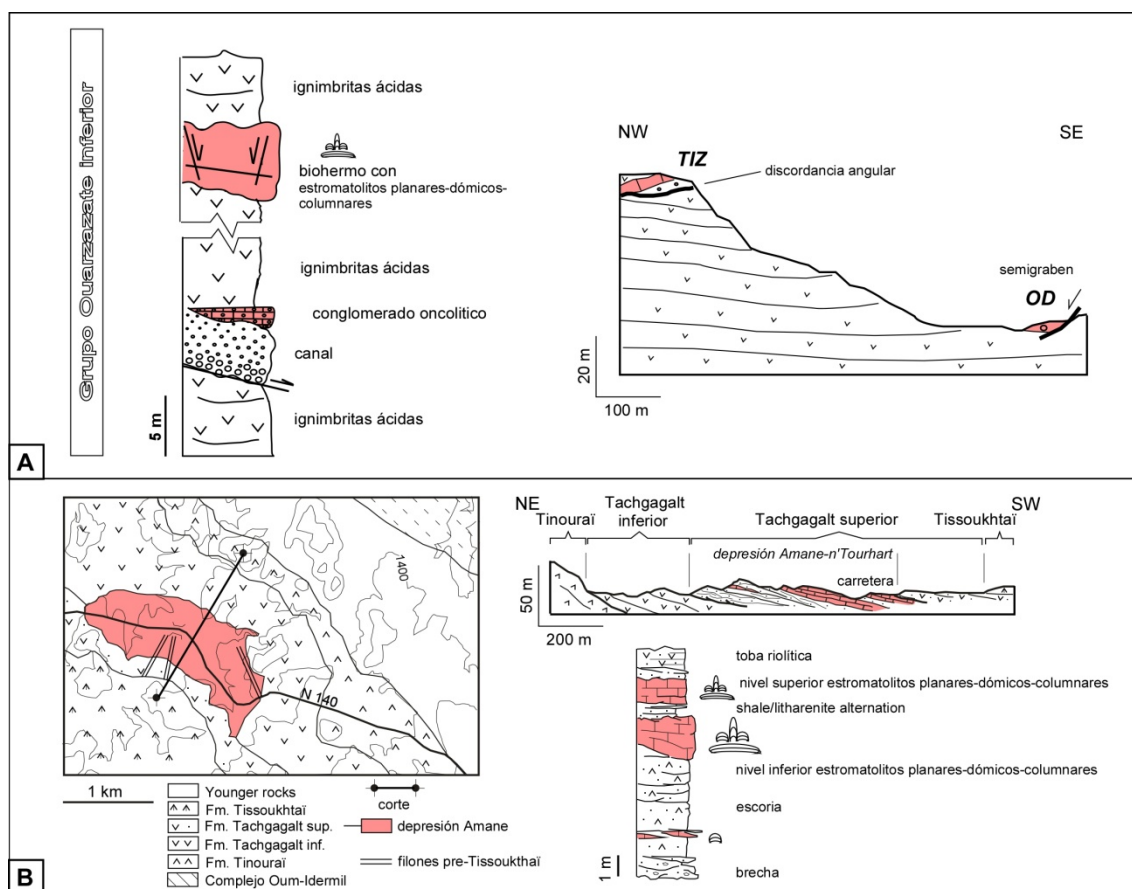


Figura 12. Cortes geológicos y columnas estratigráficas sintéticas de los afloramientos sedimentarios estudiados en el Complejo de Caldera Oued Dar'a. A. Canales conglomeráticos con oncolitos (OD) y biohermo estromatolítico. B. Depresión de Amane; modificado de Álvaro *et al.* (2010); para situar geográficamente los afloramientos, ver Figura 1.

El segundo afloramiento (coordenadas: 30° 49' 41,94" N y 6° 40' 20,28" O) representa un relleno lacustre con una dimensión en planta de 3,7 x 0,8 m. Posee una geometría lenticular, con un espesor máximo de 1,1 m y, tanto su base como su techo, aparecen separados por episodios vulcanosedimentarios: la base muestra una discordancia angular de unos 25° con el sedimento infrayacente y el techo está recubierto por otra lenticula vulcanosedimentaria. El contraste entre los tonos violáceos vulcanosedimentarios y el amarillento de los carbonatos resulta muy llamativo. Este segundo afloramiento destaca

por el desarrollo de una bioconstrucción microbiana compuesta por estromatolitos laminados a dómicos.

Las facies de los dos afloramientos seleccionados son las siguientes:

3.1. Relleno de canal y conglomerado oncolítico. El conglomerado aparece como una amalgamación de canales basales, con granoclasificación normal y laminaciones cruzadas de bajo ángulo, que pasan a una laminación grosera horizontal hacia techo (Fig. 12). La fábrica es granosostenida y los litoclastos, con tamaños comprendidos entre 0,6 y 6 cm, están compuestos principalmente por cuarzo mono y policristalino y cantos blandos de lutita¹ deformados, redondeados a subredondeados y relativamente clasificados (Fig. 13A-B). La parte superior del relleno de la depresión contiene abundantes oncolitos, mal clasificados texturalmente, caracterizados por formas subredondeadas a subangulosas y con diámetros variables entre 0,3 y 3 cm (Fig. 13C). Sus núcleos aparecen compuestos por clastos de composición cuarcítica y sus laminaciones concéntricas (córtez) son asimétricas y ligeramente onduladas (Fig. 13D). La matriz está compuesta por feldespatos (~70 µm-0,6 mm), bastante redondeado alterado a zeolita fibrosa (~ 0,025 mm de longitud) rica en Na y K, en cuya composición destaca la mordenita $((\text{Na}_2, \text{Ca}, \text{K}_2)_4(\text{Al}_8\text{Si}_{40})\text{O}_{96} \cdot 28\text{H}_2\text{O})$; identificada mediante DRX).

Interpretación: el relleno sedimentario de este semigraben está representado por materiales depositados en un ambiente donde se han registrado pulsos de alta energía, compuesto por conglomerados que hacia techo evolucionan a materiales conglomerático-oncolíticos, con un aumento progresivo de la proporción carbonatada. La aparición de oncolitos se relaciona con una actividad microbiana desarrollada en torno a clastos de composición originalmente cuarcítica. Considerando el carácter ignimbrítico de la base y techo que envuelven el semigraben (Walsh *et al.*, 2012), el relleno corresponde a un ambiente aluvial-fluvial de alta energía, que finalizó mediante la colmatación de la depresión (inicialmente controlada por la tectónica extensional) por un sedimento dominado por clastos cuarcíticos derivados de un paleorelieve diferente al circundante. Esto implica una procedencia distal al sustrato vulcanosedimentario sobre el que se generó el semigraben. El final del relleno también se relaciona con el sellado de este sector de la caldera por otro episodio vulcanosedimentario.

3.2. Las facies sedimentarias carbonatadas de la segunda depresión permiten reconocer una bioconstrucción² microbiana de escala decamétrica, en la que se reconocen, de base a techo, las siguientes facies:

¹ El término “lutita” informa del tamaño de grano de sus componentes originales de depósito (tamaño de arcilla o limo), mientras que “pizarra” indica sobre su grado de metamorfismo posterior.

² Bioconstrucción hace referencia a una asociación microbiana resistente a la acción del oleaje y puede usarse como sinónimo de arrecife, ya que no precisa de la intervención de metazoos. Biohermo informa de su sección 2D planoconvexa y biostromo de su sección 2D estratiforme.

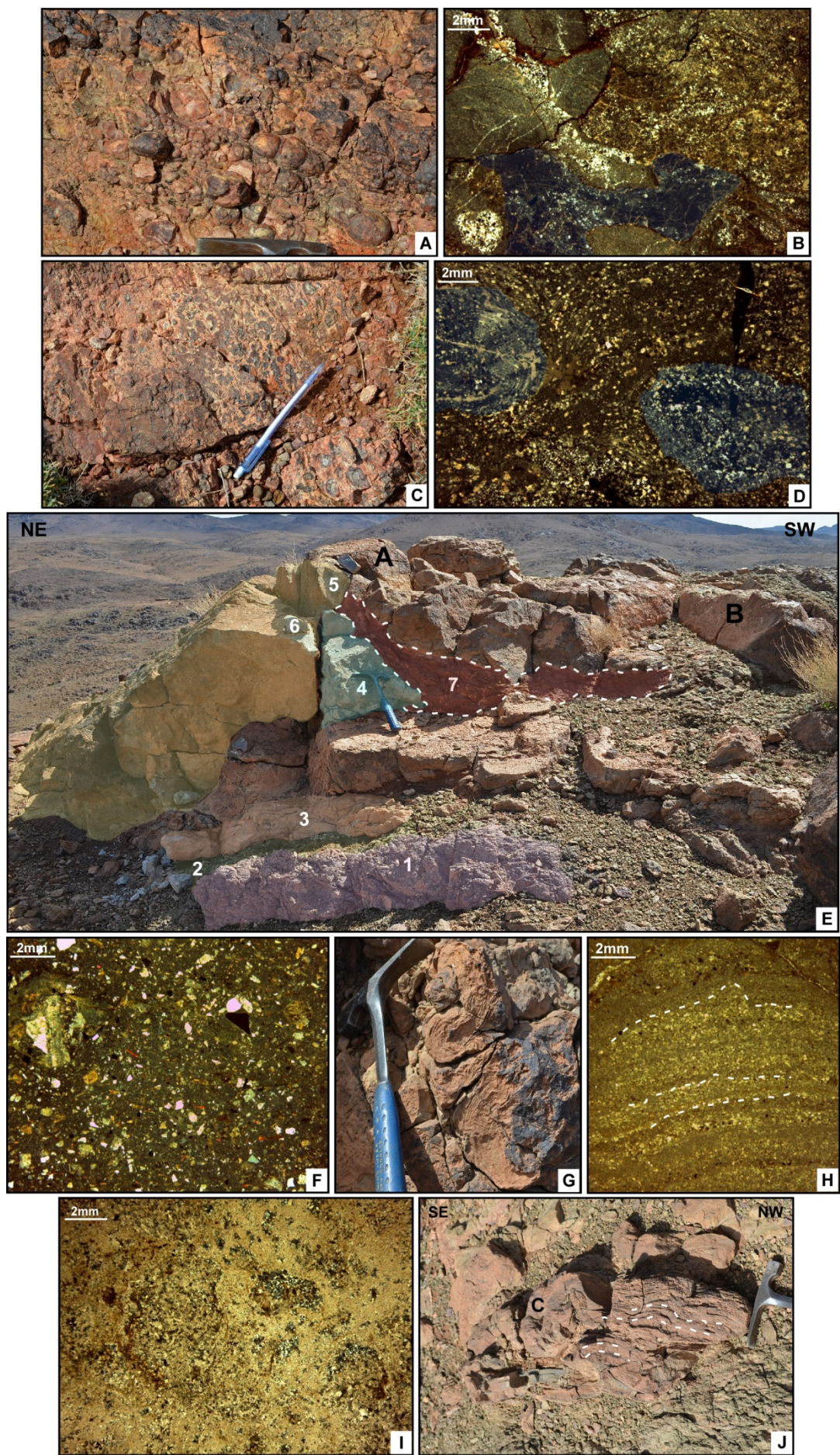


Figura 13. A-B. Conglomerado silicificado con cantos compuestos por cuarzo mono/policristalino y pizarra; imagen macro y microscópica con nícoles cruzados, respectivamente. **C-D.** Oncolitos silicificados con núcleos cuarcíticos; imagen macro y microscópica con nícoles cruzados, respectivamente. **E.** Bioconstrucción estromatolítica formada por las facies siguientes: (1) material vulcanosedimentario, (2) lutitas verde-grisáceas, (3) conglomerado basal, (4) núcleo bioconstruido central, (5-6) conglomerados y brechas de flanco, (7) ignimbritas suprayacentes mediante contacto en *onlap*. **F.** Aspecto microscópico de las ignimbritas de techo. **G.** Secciones basales de dos columnas estromatolíticas. **H.** Láminas estromatolíticas formadas por alternancias de micro y pseudoesparita. **I.** Calcirudita de flanco formada por clastos parcialmente silicificados de pseudoesparita. **J.** Flanco de la bioconstrucción en afloramiento (página anterior).

3.2.1 Base de la bioconstrucción microbiana. La base aparece marcada por una discordancia angular de unos 25° sobre una ignimbrita previa (Fig. 13E). La superficie discordante aparece recubierta por un nivel de lutitas verde-grisáceas (~40 cm de espesor), sobre la que reposa una lentícula de conglomerados y brechas, granosostenidas y con clastos subredondeados a subangulosos, mal seleccionados granulométricamente y con tamaños comprendidos entre 0,1 y 3 cm. Los clastos, de composición originalmente carbonatada, aparecen inmersos en una matriz lutítica y cementados por calcita esparítica (0,06-0,2 mm de tamaño) y cuarzo micro a macrocristalino (hasta 0,1 mm de tamaño; Fig. 13E, I).

3.2.2 Bioconstrucción microbiana. La bioconstrucción puede subdividirse en tres unidades geométricas (A, B y C en Fig. 13E): la lentícula A, de 1,5 m de alto por 2,2 m de ancho, posee una pendiente predominante hacia el NE. Las unidades B (0,3 m de alto y 0,4 m de anchura) y C (0,15 m de altura por 0,6 m de anchura) son de menor tamaño y morfología aproximadamente tabular. En la bioconstrucción se pueden diferenciar las siguientes geometrías de depósito:

Núcleo (*core*) central: en la parte central de la bioconstrucción (Fig. 13G) aparece un núcleo estromatolítico (morfología planoconvexa de 0,4 m de alto por 0,3 m de ancho) que, vertical y lateralmente, modifica su fábrica estromatolítica de planar a cómica. La dimensión de cada domo es aproximadamente 5 cm de ancho por 10 cm de alto. Las láminas son onduladas a irregulares y están compuestas por alternancias, entre 0,05 y 0,3 mm de espesor, de calcita pseudoesparítica a microesparítica (Fig. 13H).

Flanco de la bioconstrucción: el núcleo anterior se encuentra rodeado por una facies de calciruditas brechoides, mejor representadas en el margen NE (Fig. 13E, J), la de mayor pendiente. Su facies, irregularmente laminada, comprende calciruditas (conglomerados y brechas) granosostenidas formadas por fragmentos de estromatolitos (estromatoclastos) (Fig. 13I), mal seleccionados, con clastos subredondeados a angulosos y de tamaño variable. Pueden alcanzar hasta 3 cm de tamaño y su composición es predominantemente carbonatada (pseudoesparita de hasta un 1mm de tamaño), aunque parcialmente silicificada (tamaño de cristal de hasta 0,2 mm)³.

³ Los términos calcirudita y *floatstone* describen la fábrica de los flancos, compuestos por brechas (término descriptivo que describe la angulosidad de los fragmentos) de estromatoclastos (término genético).

3.2.3 Techo de la bioconstrucción. El techo se encuentra sellado por materiales ignimbríticos en un contacto con morfología de tipo *onlap* (Fig. 13E-F). Estas ignimbritas están compuestas por cristales de cuarzo, redondeados y engolfados o casi idiomorfos, feldespatos potásicos alterados, sanidina y ortoclasa, plagioclasas en ocasiones zonadas y micas inmersas en una mesostasia opaca.

Interpretación: la depresión del segundo afloramiento estudiado de la caldera aparece delimitada a base por una discordancia angular, recubierta a techo por ignimbritas y flanqueada lateralmente por fracturas sinsedimentarias. La discordancia angular que limita su base representa un colapso del edificio ignimbrítico que generó el espacio de acomodación necesario para formar una depresión sedimentaria de escala decamétrica. El relleno, tras un depósito lutítico inicial, comprende un episodio de productividad carbonatada, de tipo microbiano, en el que se reconoce un incremento hacia techo de la convexidad de las laminaciones microbianas, probablemente relacionado con una profundización del medio. Se identifica un núcleo central rodeado por depósitos de flanco, predominantemente brechas intraformacionales (calciruditas) con abundantes estromatoclastos aportados desde el propio edificio central. Las laminaciones estromatolíticas carecen de un componente terrígeno o vulcanosedimentario significativo, lo que las diferencia del caso de Amane (Álvaro *et al.*, 2010) e implica la ausencia casi total de actividad vulcanosedimentaria coetánea. El tamaño original del biohermo (núcleo + flancos) no puede reconstruirse debido a las fracturas normales que lo limitan lateralmente. Estas fracturas sitúan en contacto el núcleo central con parte de sus flancos (brechas intraformacionales), cuyos estratos aparecen subverticales (Fig. 13J). Tanto la fracturación y verticalidad de estos flancos, como el contacto con el depósito vulcanosedimentario que lo recubre, mediante morfología de *onlap*, informan del carácter episódico de los colapsos que controlan el origen y relleno sedimentario de esta depresión intra-caldera.

4. Facies con componente carbonatado en Amane-n'Tourhart

Las facies carbonatadas en Amane rellenan una paleodepresión de tamaño hectométrico. Este afloramiento (coordenadas: 30° 47' 49,86 N y 6° 43' 37,33 O) presenta una extensión lateral de 400 m y un espesor máximo de 14 m (para detalles sobre los afloramientos, que no se reiteran aquí, ver Álvaro *et al.*, 2010). En él se ha levantado una columna estratigráfica (Fig. 12) donde pueden identificarse sus principales facies carbonatadas, en concreto, varias fases de crecimiento de estromatolitos influenciados por procesos de silicificación. Se distinguen verticalmente las siguientes facies:

4.1. Nivel inferior de estromatolitos, representado por biostromos que pueden alcanzar hasta 3 m de espesor y presentan un color rojizo en afloramiento. Aparecen formados por laminaciones suavemente onduladas o planares en su base, que evolucionan hacia techo a dómicas y columnares de bajo relieve. Las dimensiones de cada columna son de unos 8 cm de altura por 5 cm de anchura (Fig. 14A). Las láminas onduladas, con un espesor de hasta 1,5 cm, están compuestas por alternancias de cristales de calcita pseudoesparítica (entre 30 y 125 μm de tamaño), parcialmente silicificadas, y láminas vulcanoclásticas (Fig. 14B).

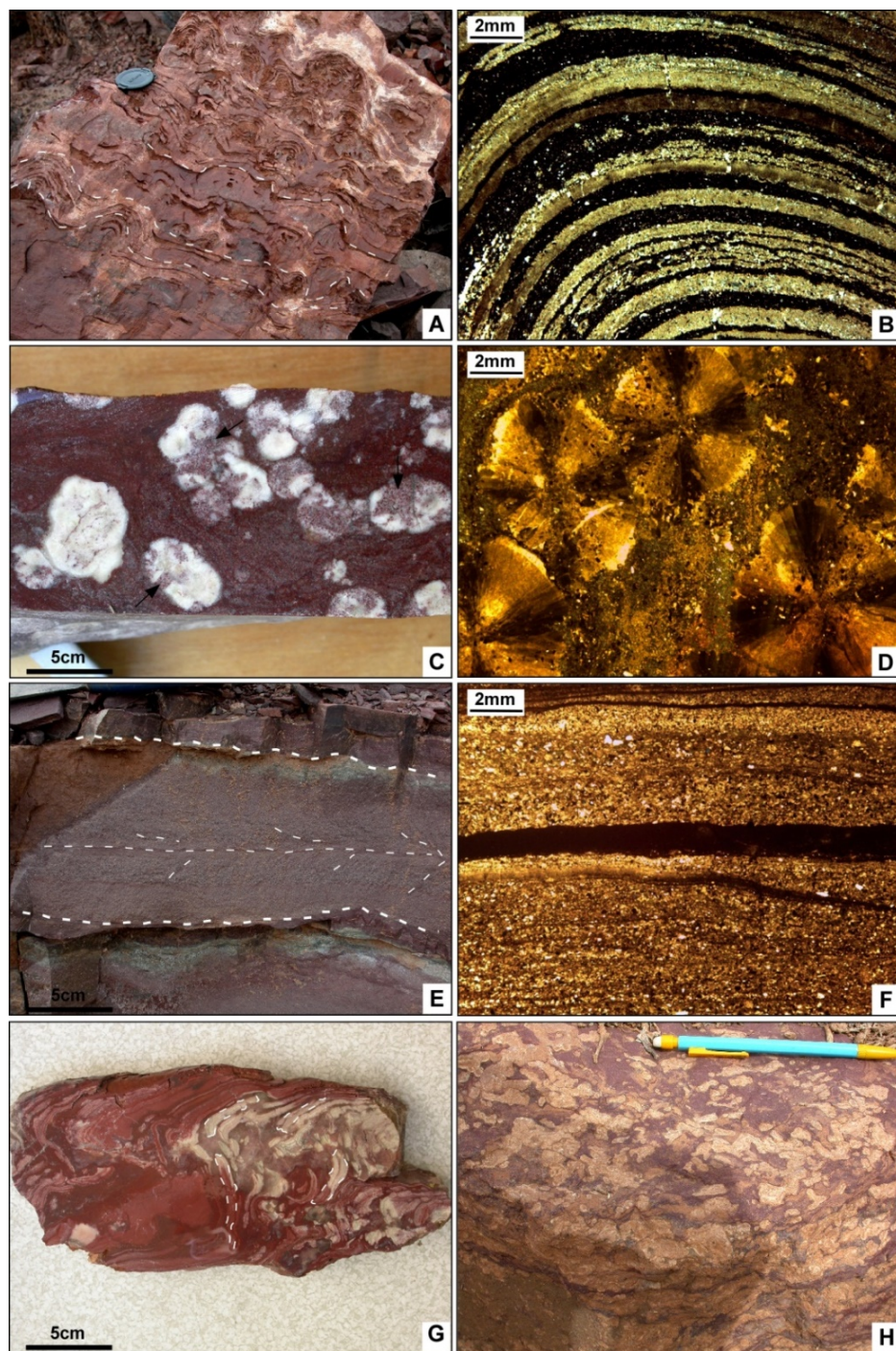


Figura 14. A-B. Estromatolitos columnares del nivel inferior (A) con láminas compuestas por cristales de calcita pseudoesparítica, parcialmente silicificadas y láminas vulcanoclásticas opacas (B; nícoles cruzados). C-D. Depósitos de escoria que contienen gran cantidad de vesículas de color blanco (C) rellenas con cristales de calcita esparítica fibroso-radial (D; nícoles cruzados y tinción con alizarina). E-F. Alternancia de lutitas y litoarenitas; las líneas blancas marcan el límite entre el nivel litoarenítico intermedio y los lutíticos superior e inferior (E); luz paralela (F). G. Láminas estromatolíticas del nivel superior parcialmente silicificadas. H. Calcirudita intercolumnar compuesta por estromatoclastos.

4.2. Depósitos de escoria⁴, formado por brechas vulcanoclásticas de grano grueso y matriz soportada que presentan laminaciones planares poco marcadas, de color rojo y escala métrica. Destacan sus clastos máficos y pizarrosos, ligeramente imbricados y caracterizados por la presencia de vesículas aisladas de color blanco (Fig. 14C). Las vesículas más grandes pueden alcanzar un tamaño de 0,8 cm y se encuentran rellenas por cristales fibroso-radiales (RFC; Fig. 14D) de calcita esparítica.

4.3. Alternancia laminada de litoarenitas conglomeráticas y lutitas. Las litoarenitas presentan un espesor de hasta 20 cm, pasando verticalmente a limolitas. Presentan grietas de desecación y estructuras de *ripples* simétricos y asimétricos que indican paleocorrientes hacia el NO (Fig. 14E). Las litoarenitas presentan granos subredondeados a subangulosos de tamaño medio a muy grueso y, en general, poco seleccionadas (Fig. 14F). Dominan los clastos volcánicos ricos en feldespatos euhedrales, cuarzo y fenocristales máficos y, en menor proporción, estromatoclastos subredondeados.

Las estructuras sedimentarias que pueden identificarse son laminaciones cruzadas y de bajo ángulo.

4.4. Nivel superior de estromatolitos. Este segundo nivel está caracterizado por estructuras dómicas, con unas dimensiones de 6 cm de alto por 9 cm de ancho, y una sección transversal de hasta 15 cm. Estos estromatolitos están formados por laminaciones irregulares onduladas que pueden alcanzar un espesor de hasta 0,4 cm, parcialmente silicificadas (Fig. 14G). Los sedimentos que separan las columnas estromatolíticas individuales forman brechas de matriz silicificada, soportada por clastos carbonatados angulosos (de 0,3 a 3,5 cm de longitud) que forman calciruditas o calcarenitas estromatolíticas con alta porosidad de tipo interparticular (Fig. 14H). Al igual que el nivel inferior, también presenta un color rojizo a nivel de afloramiento.

Interpretación: La depresión sobre la que se deposita el relleno sedimentario de Amane, al contrario que en el caso de la caldera, no está afectado por ningún tipo de estructura contemporánea de colapso. Su base es un paleorelieve heredado de la erosión de los productos volcánicos infrayacentes, principalmente coladas de andesitas y andesitas basálticas (Álvaro *et al.*, 2010). En esta depresión se instalaron ambientes lacustres someros, en cuyo relleno sedimentario pueden distinguirse dos pulsos carbonatados separados por un nivel vulcanosedimentario. Los niveles carbonatados forman estructuras estromatolíticas originalmente horizontales o estratiformes (*mats* microbianos), pasando verticalmente a formas dómicas e incluso columnares, cuyo retrabajamiento originó estromatoclastos. En el sistema lacustre se han registrado inundaciones episódicas que alternan con periodos de exposición y formación de condiciones de playa lacustre con grietas de desecación que afectan a las láminas microbianas.

⁴ Se denomina “escoria” a todo material de origen volcánico muy vesiculado, de tamaño lapilli y composición basáltica o andesítica. Las vesículas originales han formado una porosidad primaria muy destacable que ha registrado los primeros procesos de cementación calcítica en este sustrato lacustre.

La profundización del medio lacustre está representada por el tránsito de la fábrica estromatolítica de formas laminares a dómicas y columnares, durante la cual la actividad volcánica registrada en el área persistió de forma intermitente. Por ello, los estromatolitos de Amane han incorporado gran cantidad de vulcanoclastos en su textura. Los episodios de máxima actividad volcánica indujeron la inhibición de la producción carbonatada, llegando al final al enterramiento definitivo del sistema lacustre por episodios ignimbríticos.

El nivel superior de estromatolitos se encuentra separado por una alternancia laminar de cineritas y litoarenitas conglomeráticas (Fig. 12). Ésta implica un aporte ignimbrítico que interrumpió momentáneamente la productividad carbonatada microbiana. Tras ella, la producción carbonatada generó la segunda secuencia, formando los últimos edificios estromatolitos en Amane que, finalmente, fue sellada por brechas carbonatadas cementadas con ignimbritas relacionadas con un aporte subaéreo de carácter ácido y explosivo.

5. Procesos diagenéticos registrados en el Complejo de Caldera Oued Dar'a

Los procesos diagenéticos registrados en los depósitos carbonatados de la Caldera de Oued Dar'a y de Amane-n'Tourhart son analizados por primera vez de forma comparada, con el objetivo de caracterizar los diferentes procesos de silicificación. La secuencia diagenética conservada en las cuencas sedimentarias de la caldera y de Amane se encuentra resumida en las Tablas 2 y 3.

5.1. Diagénesis de la caldera Oued Dar'a

En la Caldera de Oued Dar'a se han seleccionado dos afloramientos de componente carbonatada: uno relleno por canales conglomeráticos tapizados con oncolitos y otro ocupado por una bioconstrucción microbiana (Fig. 12). Los procesos diagenéticos estudiados en cada depresión intra-caldera presentan pequeñas variaciones entre sí: el primero ha registrado la influencia erosiva de un relieve contemporáneo y la segunda destaca por la productividad carbonatada *in situ*. Los procesos diagenéticos son los siguientes:

Conglomerado oncolítico: en las estructuras oncolíticas se preservan restos de mosaicos calcíticos (ya recristalizados a partir de una matriz micrítica original) parcialmente reemplazados a mosaicos de microcristales de cuarzo ($< 5 \mu\text{m}$) (Fig. 15A-D). Posteriormente a la fase principal de silicificación, que ha desarrollado mosaicos de micro y macrocuarzo, la última fase diagenética incluye la precipitación de dolomita, poco extendida y representada por cristales anhedrales de dolomita (Do), con mosaicos de tamaños comprendidos entre 0,6 y 3 mm y que reemplaza parcialmente a los relictos calcíticos anteriores.

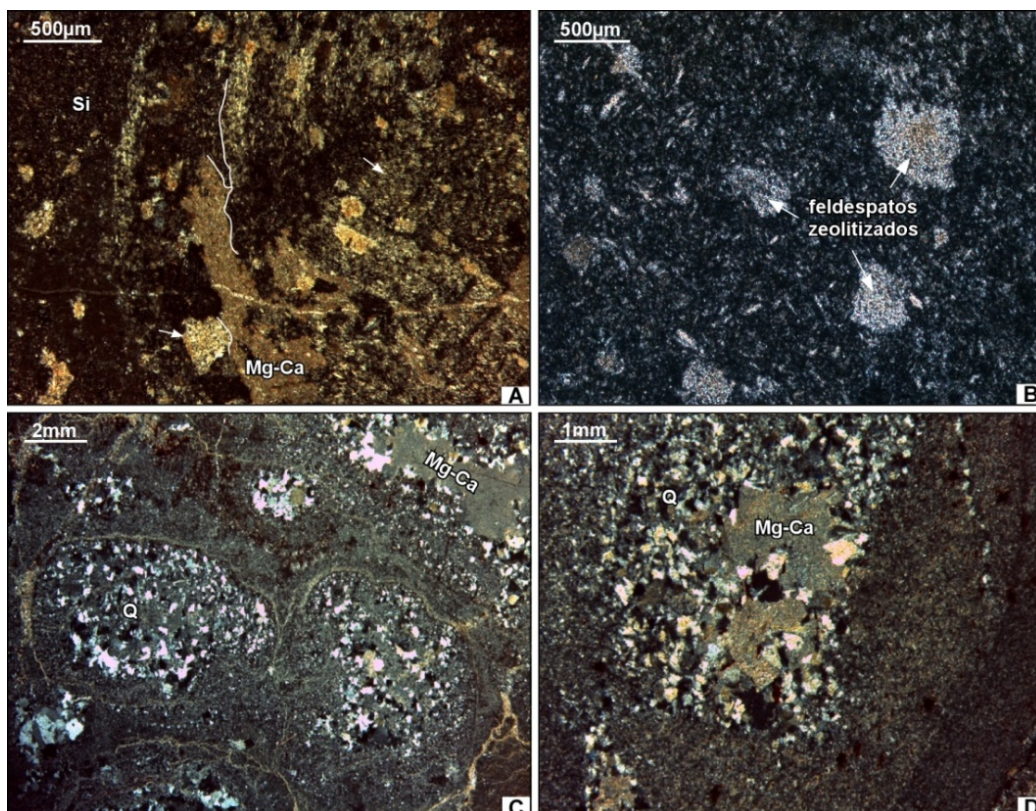


Figura 15. Láminas delgadas de los conglomerados oncolíticos. **A.** Cristales anhedrales de calcita (Mg-calcita; con un color más parduzco) inmersos en una matriz silicificada (Si); la relación de con la matriz se representa con una línea blanca. **B.** Cristales de feldespatos (ver flechas) alterados a zeolita (mordenita). **C.** Clastos compuestos por granos de cuarzo silicificados rodeados por córtex lutítico. **D.** Relicto de un cristal de carbonato anedral (Mg-calcita) no reemplazado por mosaicos de cuarzo (Q).

Bioconstrucción microbiana: en el biohermo pueden distinguirse las laminaciones de los estromatolitos y los conglomerados y brechas calcíticas de flanco originadas por el desprendimiento y retrabajamiento de la estructura microbiana principal. El proceso de fracturación del sustrato y diagénesis precoz que afecta a dichos conglomerados se presenta en la [Tabla 2](#).

Los feldespatos están afectados por un proceso de zeolitización ([Fig. 17C-D](#)) y las zeolitas ricas en Ca (gismondina; [Fig. 16](#)) poseen una morfología fibrosa. Las laminaciones estromatolíticas están recrystalizadas a calcita pseudoesparítica ($Ca_1 \geq 60 \mu m$; [Fig. 17A](#)) dispuesta en alternancias de 60-140 μm de espesor. La laminación contiene una porosidad primaria de tipo fenestral ([Fig. 17B](#)), rellena por mosaicos drúsicos de calcita subhedral, de tamaño submilimétrico (0,1-1,3 mm). Las laminaciones estromatolíticas engloban numeroso material volcánico, en el que destacan los feldespatos, el cuarzo y la mica, con un hábito general subidiomorfo. El proceso de silicificación está caracterizado por un tamaño de cristal que varía entre $< 5 \mu m$ y 1 mm (criptocristalino a megacuarzo) y aparece en:

(1) Las estructuras laminares estromatolíticas muestran reemplazamientos de la calcita parcialmente recrystalizada a microesparita (Ca_1), aunque conservando las texturas y

fábricas originales, junto a rellenos de la porosidad fenestral. El tamaño más común es el microcristalino (<50 μm).

Cemento Mineral	Porosidad reemplazamiento	Textura	Tamaño
Conglomerado oncolítico			
Zeolitas ricas en Na y K (mordenita)	zeolitización de feldespato-K	fibrosa	~25 μm
	Disolución + Fracturación		
Sílice (Si₁)	reemplazamiento de fases minerales originales	mosaico	<5 μm -0,1mm criptomicrocristalino /megacuarzo
	Disolución		
Mg-calcita (Mg-Ca)	reemplazamiento de fases anteriores	anhedral	~5 μm -3mm
Dolomita (Do)	dolomitización	anhedral	< 0,4 mm
Bioconstrucción microbiana			
Zeolitas ricas en Ca (gismondina)	zeolitización de feldespato-K	fibrosa	~20 μm
	Recristalización		
Calcita (Ca₁)	pseudoesparita (recristalización)	anhedral	≥60 μm
	porosidad primaria: esparita (fenestral)	subhedral	~90 μm -1,3mm
	Disolución + Fracturación		
Sílice (Si₁)	relleno de fracturas y poros alteración de feldespato-K	mosaico	<5 μm cripto- microcristalino y
	Retrabajamiento		
Sílice (Si₂)	silicificación de oncolitos carbonatados	anhedral, mosaico	~0.5mm pseudoesparita, megacuarzo
	Cementación		
Sericita (Ser)	infiltración	mosaico	~60-30 μm
	Disolución + Fracturación		
Calcita (Ca₂)	cementación	mosaico anhedral	~20-70 μm < 0,3mm
	Disolución + Fracturación		
Dolomita (Do)	dolomitización	anhedral	<0,4 mm

Tabla 2. Secuencia diagenética de la Caldera de Oued Dar'a.

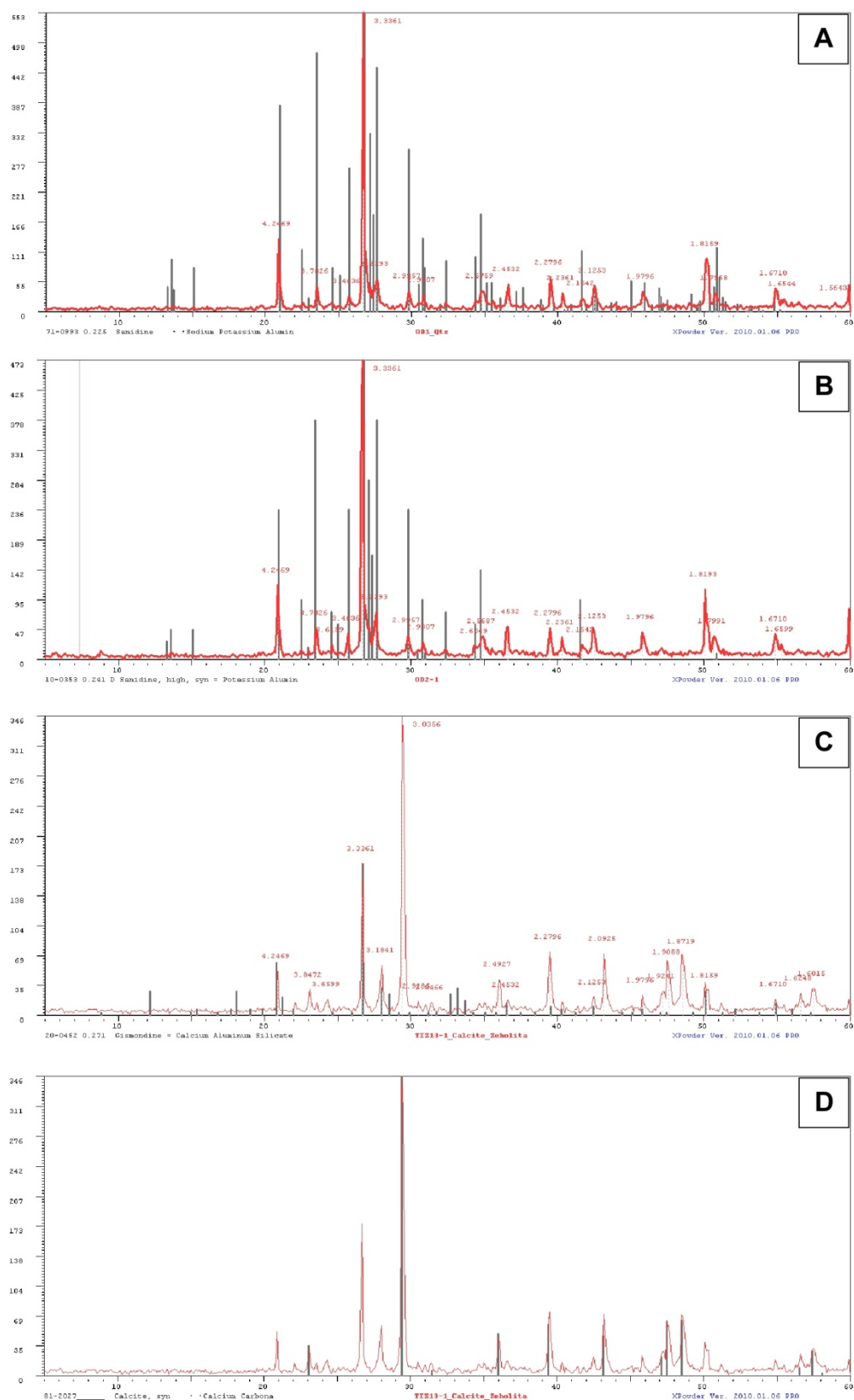


Figura 16. Difractogramas de rayos X identificados de las muestras OD-1 (sanidina), OD-2 (sanidina), TIZ-13 (gismondina) y TIZ-13 (calcita y dolomita); el eje de las abscisas representa la variación angular (2θ).

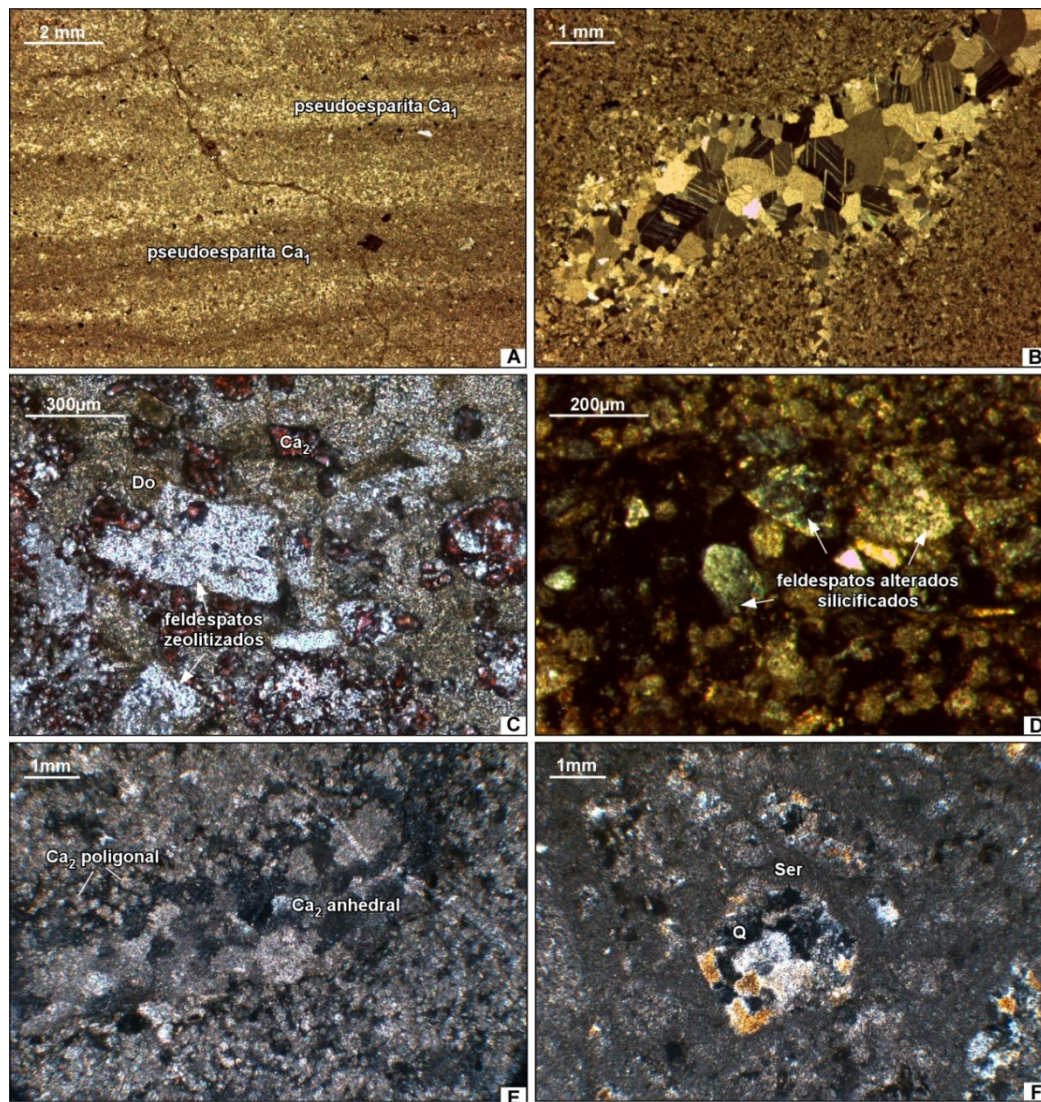


Figura 17. **A.** Laminaciones estromatolíticas recrystalizadas a calcita micro y pseudoesparítica dispuestas en alternancias de láminas más claras (mayor tamaño de grano) y oscuras (menor tamaño de grano). **B.** Porosidad fenestral cementada por cristales de calcita subhedral en mosaico drúsico. **C.** Feldespatos parcialmente zeolitizados y reemplazados por calcita (Ca_2 , teñida con rojo de alizarina) y dolomita (Do). **D.** Feldespatos silicificados (gris) y calcificados (amarillo). **E.** Proceso de recrystalización (Ca_2) representado por grandes cristales de esparita anhedral formando mosaicos poligonales. **F.** Matriz lutítica que incluye clastos de los conglomerados calcíticos separando los agregados de cuarzo policristalino (Q).

(2) En los clastos de los conglomerados basales del biohermo y los flancos de la bioconstrucción, los cristales de cuarzo alcanzan los 0,8 mm. Estos clastos se encuentran inmersos en una matriz de composición sericítica (Ser, Fig. 17F), con tamaños que oscilan entre 30 y 60 μm .

(3) Los feldespatos subeuhedrales que aparecen dispersos en la matriz están tanto albitizados como sustituidos por sílice criptocristalina (Fig. 17D). Este tipo de alteración es común en ambientes volcánicos y se debe a la interacción de aguas ácidas saturadas en sílice con feldespatos volcánicos que se transforman a pseudomorfos (Africano & Bernard, 2000).

(4) La siguiente fase mineral identificada en la diagénesis de la bioconstrucción microbiana está representada por la precipitación de calcita tardía (Fig. 17C-E). Este reemplazamiento afecta a los feldespatos volcánicos (Fig. 17C-D), da lugar a la formación de cristales de esparita anhedral (Ca_2) de tamaño submilimétrico (hasta 0,3 mm) y que generan, mediante coalescencia, mosaicos poligonales (Fig. 17E).

(5) Por último, se precipita dolomita (Do) reemplazando todas fases de calcita previas, según puede observarse mediante teñido selectivo de rojo de alizarina.

5.2. Diagénesis en Amane-n'Tourhart

En Amane se distinguen tres niveles sedimentarios con cementación carbonatada y afectados por una o varias fases de silicificación, en orden ascendente (Tabla 3):

Nivel de escoria: la porosidad primaria de tipo vacuolar aparece sellada por vulcanoclastos inmersos en cementos calcíticos formando texturas esferulíticas compuestas por cristales fibroso-radiales esparíticos (RFC; Álvaro *et al.*, 2010), de tamaño milimétrico (~8 mm) y color crema (Fig. 18C). La porosidad de estos depósitos de escoria fue parcialmente colmatada por procesos de silicificación (Si_1).

Nivel inferior de estromatolitos: las láminas estromatolíticas recrystalizadas (Fig. 18A) aparecen formadas por cristales de pseudoesparita (entre 30 y 125 μm de tamaño), que engloban gran cantidad de partículas volcánicas, generalmente subredondeadas, como granos de cuarzo y opacos ricos en Fe, que pueden alcanzar tamaños de hasta de 0,3 mm (Fig. 18B). Estas láminas fueron afectadas por un proceso de silicificación temprana (Si_1), que reemplazó parcialmente las láminas, aunque de forma no destructiva. La sílice presenta un color rosáceo en luz natural (Fig. 18A) y su tamaño varía de criptocristalino a microcuarzo (Fig. 18B).

Nivel superior de estromatolitos: se distinguen dos fases de silicificación (Si_1 y Si_2). Si_1 se manifiesta sellando parte de las cavidades y poros de las brechas intraformacionales intercolumnares de los estromatolitos (Fig. 18E-F). Los clastos son subangulosos, con tamaños entre 1,6 y 7,8 mm. Los cementos están compuestos por cristales calcíticos de pseudoesparita con un tamaño aproximadamente homogéneo (ca. 40 μm) que pasan lateralmente a fibroso-radiales con longitudes de hasta 1 mm (Fig. 18E). En algunos sectores se pueden distinguir porosidades tipo *shelter* formadas debajo de clastos y que han sido selladas con cristales fibroso-radiales de calcita esparítica, de hasta 4 mm de longitud. Estos cristales esparíticos contienen pequeñas inclusiones de vulcanoclastos, desarrollando texturas poiquilíticas. El proceso de silicificación parece sellar total o parcialmente la porosidad interparticular, dispuesta entre los clastos de las brechas intraformacionales descritas anteriormente, con un tamaño de criptocristalino a megacuarzo (hasta 0,1 mm de tamaño).

Cemento Mineral	Relleno de porosidad y reemplazamiento	Fábrica	Tamaño
Calcita (Ca)	micro-pseudoesparita (recristalización) porosidad primaria: fibroso/fibroso-radial	anhedral botroidal/esferulítica	<60µm ~3mm-7mm
Dolomita (Do)	Fisuración+Disolución reemplazamiento de calcita	anhedral botroidal/esferulítica	
	Fisuración+Disolución		
Sílice (Si ₁)	silicificación de carbonato	mosaico	<5µm-0,1mm cripto- microcristalino megacuarzo
	Fisuración+Disolución		
Sílice (Si ₂)+Fe ₂ O ₃ +TiO ₂	fase primaria de recristalización SiO ₂ + Fe ₂ O ₃ fase secundaria de relleno de poros SiO ₂ SiO ₂ + TiO ₂	botroidal roseta,fibroso drúsico sub-anhedral	<78µm ~200µm ~80µm-1,5mm ~10µm

Tabla 3. Secuencia diagenética de Amane-n"Tourhart.

La segunda fase de silicificación (Si₂) se identificada exclusivamente en las muestras de Amane. Está bien representada en las estructuras estromatolíticas columnares y dómicas del nivel superior de estromatolitos. Este proceso se caracteriza por el desarrollo de una gran variedad de polimorfos de sílice, como mosaicos microcristalinos (cuarzo mesocristalino *sensu* Maliva *et al.*, 2005), bandas de calcedonia o mosaicos de cuarzo drúsico. La mayoría de estos polimorfos de sílice aparecen sellando cavidades o poros secundarios por disolución (tipo *vug*), plurimilimétricos y que interrumpen las láminas estromatolíticas ya afectadas por la fase de silicificación anterior S₁ (Figs. 19A). Las estructuras que se han observado representan la conocida como “textura de gel microbotroidal” *sensu* Adams (1920), correspondiente a texturas esféricas o botroidales (Fig. 19B) formadas por intercrecimientos de sílice y óxidos de Fe (hematites y goetita). Alguna de estas formas esféricas todavía conserva una textura interna fibroso-radial o esferulítica.

Estas texturas podrían haberse formado por recristalización de la masa silicificada relacionada con Si₁, a partir de la precipitación inicial de un gel de sílice amorfo (Dong *et al.*, 1995; Demoustier & Castroviejo, 1997). Algunas cavidades están rellenas por cristales de megacuarzo de tamaño milimétrico (de hasta 4,5 mm de longitud) en mosaico drúsico (Fig. 19C), que parecen englobar la morfología original de lo que podrían corresponder a bandas de crecimiento de antiguos cristales de cuarzo euhedrales con morfología “chevron”. Éstos se convertirían en fases inestables a medida que el fluido hidrotermal, a partir del que se formaron, disminuía su temperatura (Rusk & Reed, 2002; Rusk *et al.*, 2008; Tomé & Tornos, 2009).

Tras la fase principal de circulación de fluidos, los poros aún no sellados, fueron tapizados mediante la precipitación de un gel inicial de sílice. Éstos fueron, a continuación, cristalizados formando bandas de calcedonia que envuelven cristales de cuarzo drúsico

(Fig. 19D) o por diferentes fases de crecimiento de calcedonia (Fig. 19E). El cambio de un polimorfo a otro dentro de un poro, es decir, el cambio de cuarzo fibroso (calcedonia) a cristales de cuarzo en mosaico, podría asociarse a una disminución en la saturación de sílice del fluido hidrotermal (Heaney & Davis, 1995) a medida que el poro se cementa de forma centripeta.

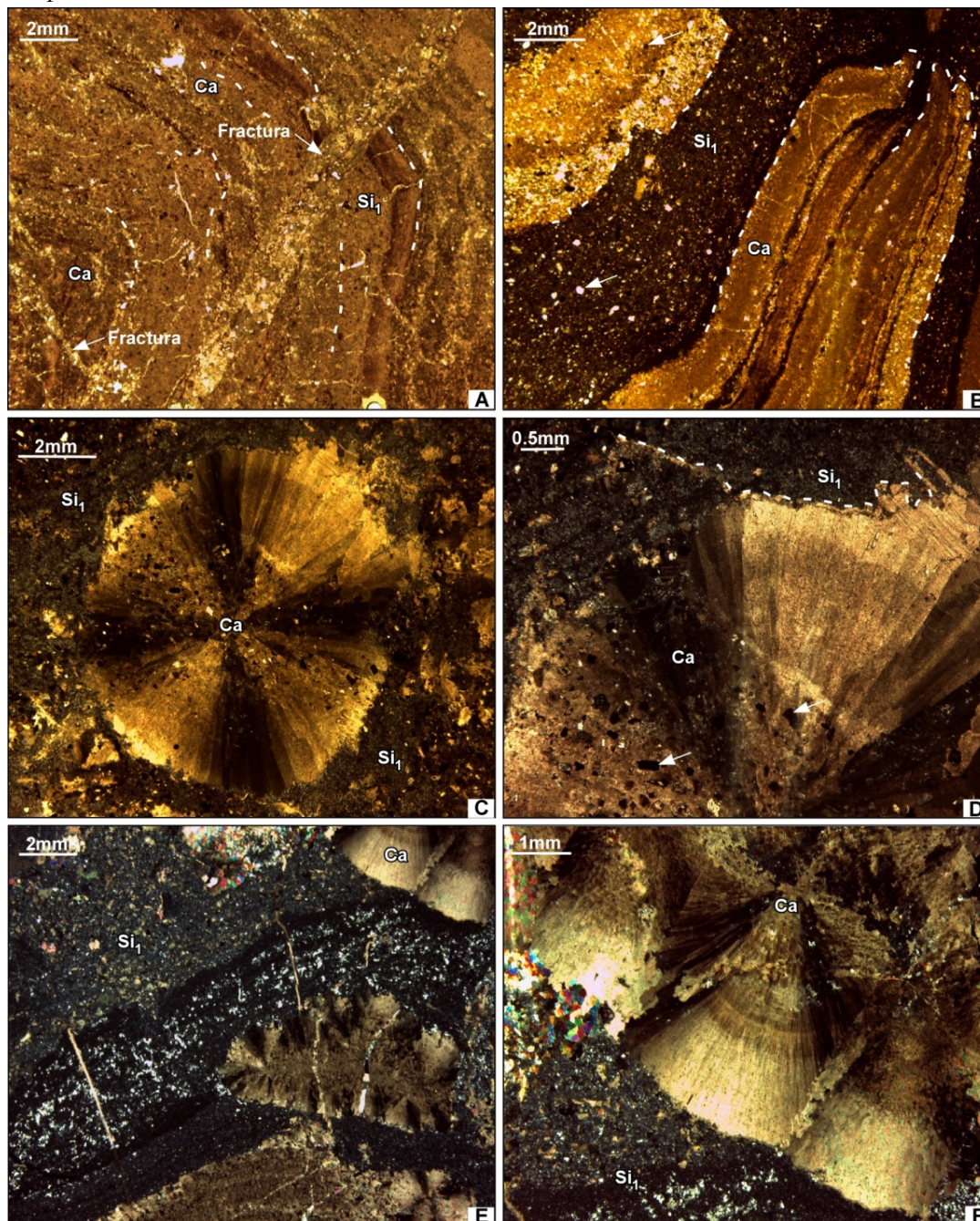


Figura 18. A. Laminaciones del nivel inferior de estromatolitos, (A) láminas pseudoesparítica (Ca) intercaladas con láminas silicificadas más oscuras (Si₁) que son atravesadas por fracturas. B. Frente de silicificación (Si₁) microcristalino reemplazando las láminas carbonatadas (Ca) con abundantes partículas volcánicas (señaladas con flechas). C-D. Textura esferulítica de la escoria interestratificada formada por un cemento fibroso-radial de calcita (Ca), afectada por el proceso de silicificación (Si₁) y que incluyen numerosos vulcanoclastos (marcadas por flechas). E-F. Brecha de las cavidades intercolumnares afectada por procesos de silicificación (Si₁) rellena por cristales fibroso-radiales de calcita (f); A-B con luz paralela y C-E con luz polarizada.

Por último, se ha podido localizar (con ayuda del MEB), la presencia de microporos rellenos por óxido de titanio (probablemente rutilo: TiO_2) con morfología anhedral y de pequeño tamaño en torno a $10\ \mu\text{m}$ (Fig. 19F).

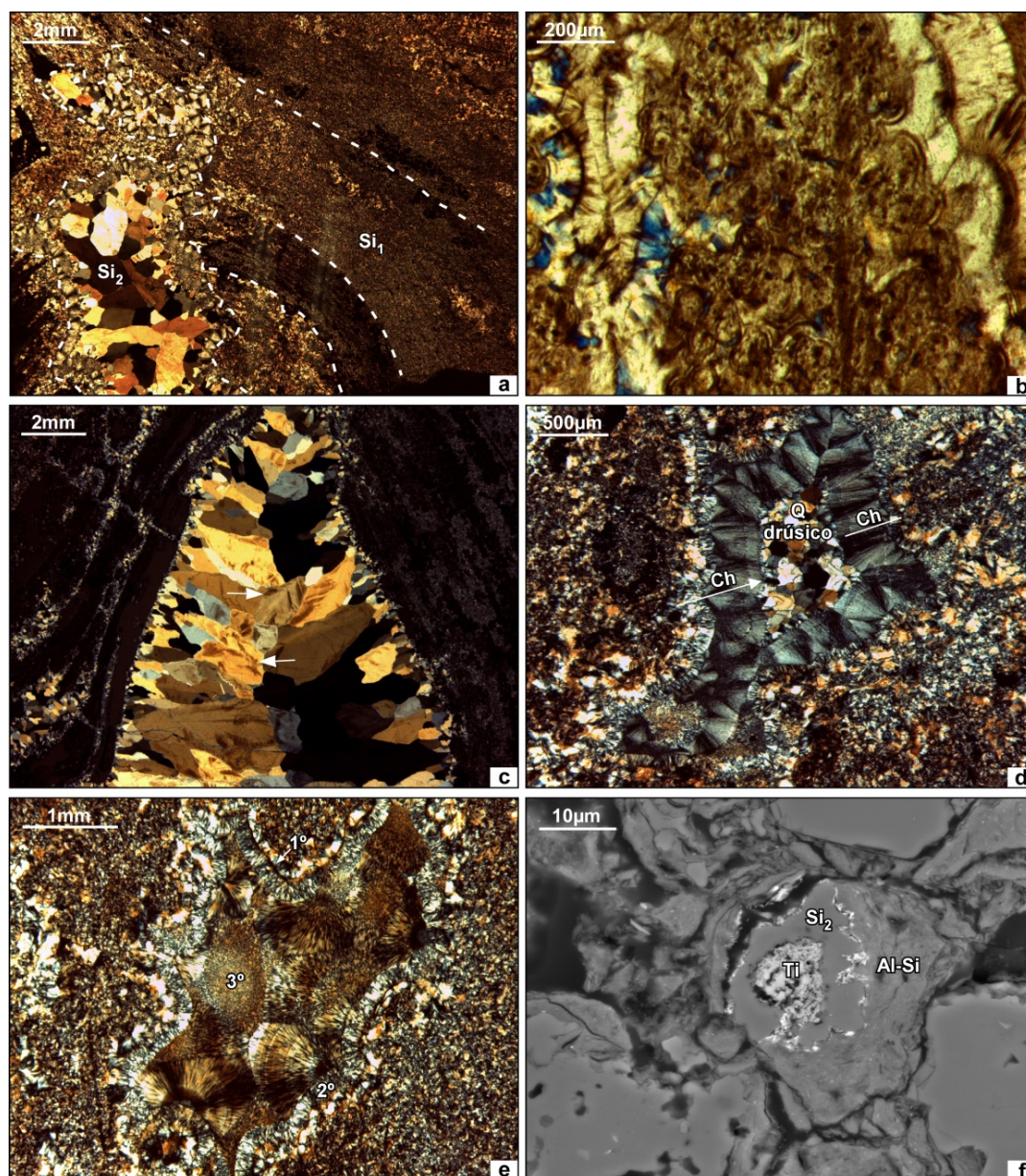


Figura 19. **A.** Porosidad secundaria rellena por la segunda fase de silicificación (Si_2), compuesta por pequeños cristales de calcedonia y cuarzo drúsico que cortan algunas láminas silicificadas de la primera fase de silicificación (Si_1). **B.** Texturas microbotroidales formadas por el intercrecimiento de sílice y óxidos de Fe. **C.** Cavidad rellena por cristales de megacuarzo, en mosaico drúsico. **D.** Porosidad rellena por bandas de calcedonia (Ch) que rodean cristales de cuarzo (Q) drúsico en el centro. **E.** Porosidad rellena por diferentes fases de calcedonia: se identifican hasta tres fases distintas (1-2-3). **F.** Poro relleno de óxido de titanio rodeado por sílice (Si_2) y por aluminosilicatos (Al-Si), tipo zeolitas; A-E con luz polarizada; F fotografías tomada con el MEB.

El proceso de silicificación temprano (Si_1) se asocia a la circulación de aguas superficiales y someras (meteóricas), bajo temperatura ambiente. Su precipitación depende íntimamente del pH. Las aguas, al alcanzar los depósitos carbonatados, precipitaron sílice a

través de las fracturas y cavidades secundarias (tipo *vug*) que el propio fluido genera por disolución, silicificando parcialmente la roca encajante. En principio, esta sílice estaría representada por ópalo amorfo que, mediante alteración diagenética y recrystalización, se transformó en cuarzo cripto-microcristalino y megacuarzo (Herdianita *et al.*, 2000b; Smith *et al.*, 2001). El cuarzo cripto y microcristalino aparece en las láminas estromatolíticas y en los oncolitos, mientras que el megacuarzo destaca en los conglomerados basales de relleno de canal y en los flancos de la bioconstrucción.

6. Ausencia de pseudomorfos microbianos

La microfacies de los estromatolitos parcialmente silicificados observada mediante el microscopio petrográfico ofrecen la imagen de una recrystalización severa en las laminaciones estromatolíticas que no dejan interpretar la preservación de ningún pseudomorfo microbiano original. A pesar de ello, se ha realizado una inspección al MEB que ha confirmado lo observado previamente al microscopio petrográfico (Fig. 20-D).

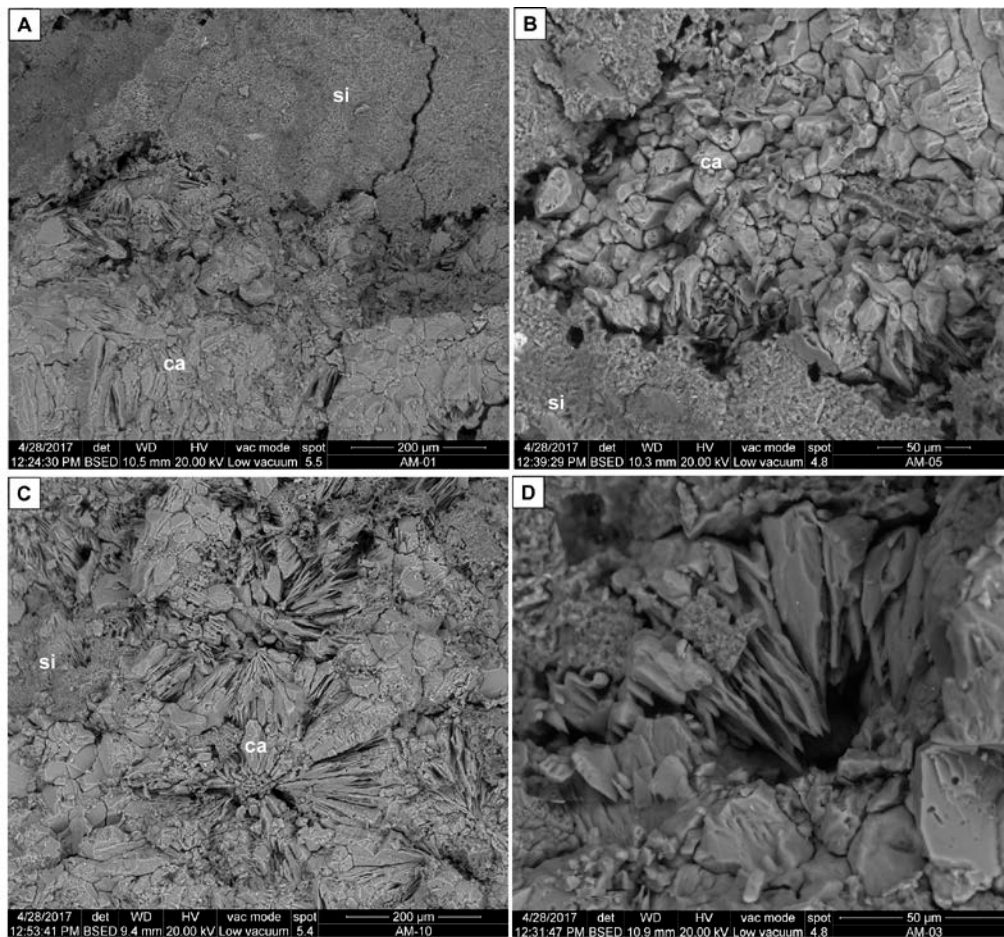


Figura 20. A-D. Fotografías tomadas con el MEB de las relaciones texturales entre los frentes de silicificación (si) y los mosaicos esparíticos de calcita (ca) en forma equigranular y fibroso-radial, a partir de rotura natural de la roca.

7.2. Amane-n'Tourhart

Los depósitos lacustres carbonatados de Amane, representados también por estructuras estromatolíticas, se depositaron sobre materiales vulcanosedimentarios relativamente más modernos que los de la propia caldera (Fig. 11C). Estos depósitos rellenaron una depresión cuya base está marcada por un paleorelieve formado por coladas basálticas y andesíticas (Álvaro *et al.*, 2010). Esta depresión, al contrario de las descritas en la caldera, no se formó por ningún esfuerzo extensional. Las estructuras microbianas que se desarrollaron en este sistema lacustre alcalino destacan por la impureza de sus laminaciones, ricas en arcillas, zeolitas y cristales volcánicos alterados. En este caso, predomina una composición más ferromagnesiana, ya que los materiales volcánicos que rodean el sistema lacustre muestran un carácter más básico que los que aparecen en la caldera. Los niveles de producción carbonatada derivada de la actividad microbiana se encuentran interrumpidos por diferentes episodios ignimbríticos. Las estructuras estromatolíticas incluyen gran cantidad de vulcanoclastos, lo que indica que la actividad volcánica no cesó completamente durante el depósito de estos sedimentos. En el estudio diagenético de las estructuras estromatolíticas se han identificado dos fases de silicificación. La primera (Si_1), al igual que en el caso de la caldera, se relaciona con la circulación de las aguas meteóricas y freáticas que fluyen en un sentido tanto descendente (percolación) como horizontal a través del relieve que rodea la depresión lacustre. Durante su recorrido, estas aguas se enriquecen fundamentalmente en Si, origen de la silicificación de los estromatolitos (Fig. 18B), y en zeolitas como productos de alteración de las rocas vulcanosedimentarias del sustrato (Hall, 1998, 2000). La sílice, que en un principio precipitaría como amorfa o criptocristalina, presenta actualmente tamaños cripto/microcristalinos a mosaicos de megacuarzo en los estromatolitos del nivel inferior y en las cavidades intercolumnares de los estromatolitos del nivel superior (Fig. 18B, E). La segunda fase de silicificación (Si_2) sólo es visible en los niveles superiores estromatolíticos (Fig. 19A-E). Este proceso secundario está relacionado con el ascenso a través de fracturas y fisuras de fluidos ácidos de influencia hidrotermal sobresaturados en sílice y con contenidos variables en Ti. Su sentido de flujo sería ascendente. La precipitación de sílice está relacionada con el enfriamiento de estos fluidos, ya que la solubilidad de la sílice disminuye con la disminución de la temperatura. Cuando estos fluidos alcanzaron los depósitos carbonatados generaron numerosas porosidades secundarias de tipo *vug*, destruyendo las texturas microbianas originales (Figs. 14G, 19C). Esta porosidad secundaria aparece cementada por un amplio espectro de texturas y tamaños de sílice, entre los que destaca la formación de calcedonia, estructuras botroidales y mosaicos de cristales de cuarzo. Esta gran variedad de texturas y fábricas es producida por un proceso repetido de disolución-precipitación (Jones *et al.*, 2003). Debido a la presencia de calcedonia, la temperatura de precipitación de la segunda fase de silicificación no superaría los 100° C (Heaney, 1993; Okamoto *et al.*, 2010).

8. Análogos modernos

Los carbonatos microbianos silicificados ediacáricos que afloran en el Complejo de Caldera Oued Dar'a pudieron sedimentarse bajo un ambiente geotectónico e hidroquímico

similar al que presentan los actuales lagos africanos del *rift* oriental. En el lago Magadi (Kenia) precipita sílice amorfa mediante la interacción de aguas alcalinas con el sustrato traquítico del lago, en algunos casos a través de la alteración de silicatos de aluminio hidratados y la precipitación de evaporitas, como la magadita (Eugster, 1967; Behr & Röhricht, 2000). En sus sedimentos laminados, de edad pleistocena, se han identificado procesos de silicificación de tapices y biohermos microbianos calcíticos inducidos por cambios de pH, controlados tanto por el metabolismo de las propias cianobacterias como por los estados de evaporación del lago. El origen de la silicificación que se registra actualmente en el lago árido de Magadi se asemeja al que en este trabajo se ha denominado silicificación S₁, aunque en el Anti-Atlas no se conservan indicios (como pseudomorfos) de ningún precursor evaporítico o de silicato rico en Na.

En los lagos Bogoria y Baringo, que se encuentran dentro de la misma cuenca, se han originado rocas silicificadas (cherts⁵) a partir de un precursor síliceo gelatinoso amorfo que se forma en las zonas de actividad hidrotermal asociadas a fallas extensionales (Renaut & Owen, 1988; Renaut *et al.*, 2002; McCall, 2010). La precipitación de la sílice se relaciona con una rápida caída en la temperatura de las aguas termales cuando afloran a la superficie, acompañada por una disminución del pH. Numerosas fuentes termales descargan directamente en el fondo de los lagos originando *sinters* sublacustres (Renaut *et al.*, 2002) formando mineralizaciones de sílice que incrustan a los estromatolitos calcíticos que tapizan el sustrato. Este tipo de silicificación se puede asociar a la silicificación S₂ identificada en el nivel superior de estromatolitos de Amane.

9. Los medios lacustres del Complejo de la caldera Oued Dar'a

La caracterización analítica y composicional de los procesos de silicificación registrados en los depósitos carbonatados lacustres del Complejo de la Caldera ediacárica del Oued Dar'a permite reconocer dos tipos de silicificación diferentes. El primer proceso de silicificación (Si₁), común a ambas áreas, se originó mediante la interacción de fluidos superficiales, generados por el sistema de aguas de escorrentía superficiales, subterráneas y el nivel freático a una temperatura relativamente baja. La silicificación se relaciona con un movimiento de percolación vertical y transferencia horizontal interactuando con las rocas del paisaje volcánico circundante. Su fuente de sílice se relaciona con la alteración de los minerales silicatados que forman el encajante vulcanosedimentario, fácilmente zeolitizado. La petrografía de la sílice Si₁ presenta morfologías en mosaico y tamaños que oscilan entre el cripto/microcristalino al megacuarzo. Al contrario, el proceso de silicificación secundario (Si₂) se ha identificado únicamente en los depósitos estromatolíticos lacustres de Amane. Su origen está relacionado con la presencia de fracturas y fisuras sinsedimentarias, a través de las cuales circularon fluidos hidrotermales sobresaturados en sílice, a temperaturas cercanas a 100°C. El movimiento de los fluidos era vertical y ascendente y generó una gran variedad de polimorfos y texturas de sílice típicas de venas hidrotermales de baja temperatura, como texturas botroidales, bandas fibrosas y mosaicos drúsicos de cuarzo y

⁵ En esta tesis el término *chert* comprende toda roca rica en sílice, de grano fino y textura microcristalina, microfibrosa o criptocristalina.

calcedonia contemporáneos a la precipitación de rutilo. El carácter sinsedimentario de estas fracturas hidrotermales viene avalado por la incorporación de estromatoclastos parcial y totalmente silicificados al sedimento lacustre, finalmente sellado por la actividad ignimbrítica del medio vulcanosedimentario característico del Supergrupo de Ouarzazate.

A pesar de los procesos de recrystalización registrados en estos depósitos ediacáricos, la silicificación contemporánea Si_1 representa un proceso no destructivo que preserva las texturas estromatolíticas, aunque no sus componentes microbianos submilimétricos en forma de pseudomorfos. Al contrario, la silicificación hidrotermal Si_2 es claramente destructiva y ha borrado todos los procesos sedimentarios y diagenéticos previos.

CAPÍTULO 5

SILICIFICACIÓN DE TAPICES MICROBIANOS EN EL CAMPO GEOTERMAL DE SELTÚN, ISLANDIA

1. Introducción

Basándose en la definición propuesta por Riding (1999), los tapices microbianos o (micro)estromatolitos son considerados como estructuras órgano-sedimentarias laminadas originadas por la actividad microbiana. Generalmente, su componente cianobacteriano predomina aunque, en condiciones extremas de temperatura y pH, la contribución de hongos, bacterias y arqueobacterias puede ser considerable. Estos microorganismos inducen (activamente) y/o sufren (pasivamente) la precipitación de fases minerales, generándose una interacción con los fluidos conocida como proceso de biomineralización. La precipitación de biominerales favorece la preservación de comunidades microbianas en el registro fósil mediante la producción de *biofilms*, tapetes o tapices microbianos y estromatolitos, una subdivisión terminológica que depende principalmente del espesor del sedimento microbiano (Banfield & Nealson, 1997; Arp *et al.*, 1999; Briggs, 2003; Shiraishi *et al.*, 2008; Li *et al.*, 2013). El tipo de mineral precipitado de forma activa o pasiva, en algunos casos influido por la actividad metabólica de las comunidades microbianas o por sus propios procesos de descomposición, también se encuentra fuertemente controlado por las condiciones físico-químicas del medio ambiente. En ambientes geotermales sobresaturados en sílice (generalmente, de alta temperatura y pH ácido), la fase mineral que precipita en la superficie y el interior de las células microbianas es sílice amorfa, principalmente la fase de ópalo-A. Esto favorece la silicificación temprana de las paredes celulares microbianas que, progresivamente, pierden su contenido original en materia orgánica, aumentando el correspondiente en sílice. Tras esta silicificación temprana pueden registrarse numerosos procesos diagenéticos posteriores, lo que puede terminar por alterar (e incluso impedir el reconocimiento de) las texturas microbianas originales (Souza-Egipsy *et al.*, 2005; Lynne *et al.*, 2006). Los procesos diagenéticos que se superponen al primer episodio de silicificación dificultan necesariamente el reconocimiento de texturas y fábricas microbianas originales.

El campo geotermal de Seltún, situado en el SO de Islandia, comprende una red fluvial alimentada por un sistema de emanaciones termales. Tanto el lecho como la superficie acuática de estos canales aparecen cubiertos por tapices microbianos, de gran atractivo turístico por sus tonos abigarrados.

2. Marco geológico regional

2.1 Geología de la Península de Reykjanes

La Península de Reykjanes, de orientación ENE-OSO, se sitúa en el SO de Islandia (Fig. 21A) y representa un sector emergido de la dorsal atlántica. Las rocas volcánicas que afloran son predominantemente basaltos que configuran la llamada “zona volcánica

occidental” de Islandia (WVZ: *Western Volcanic Zone*), caracterizada por un vulcanismo de edad Pleistoceno-Holoceno. Estas formaciones basálticas son bastante permeables y se encuentran afectadas por sistemas de fracturas y fallas que generan estructuras de tipo *horst-graben*, con orientaciones predominantes NE-SO.

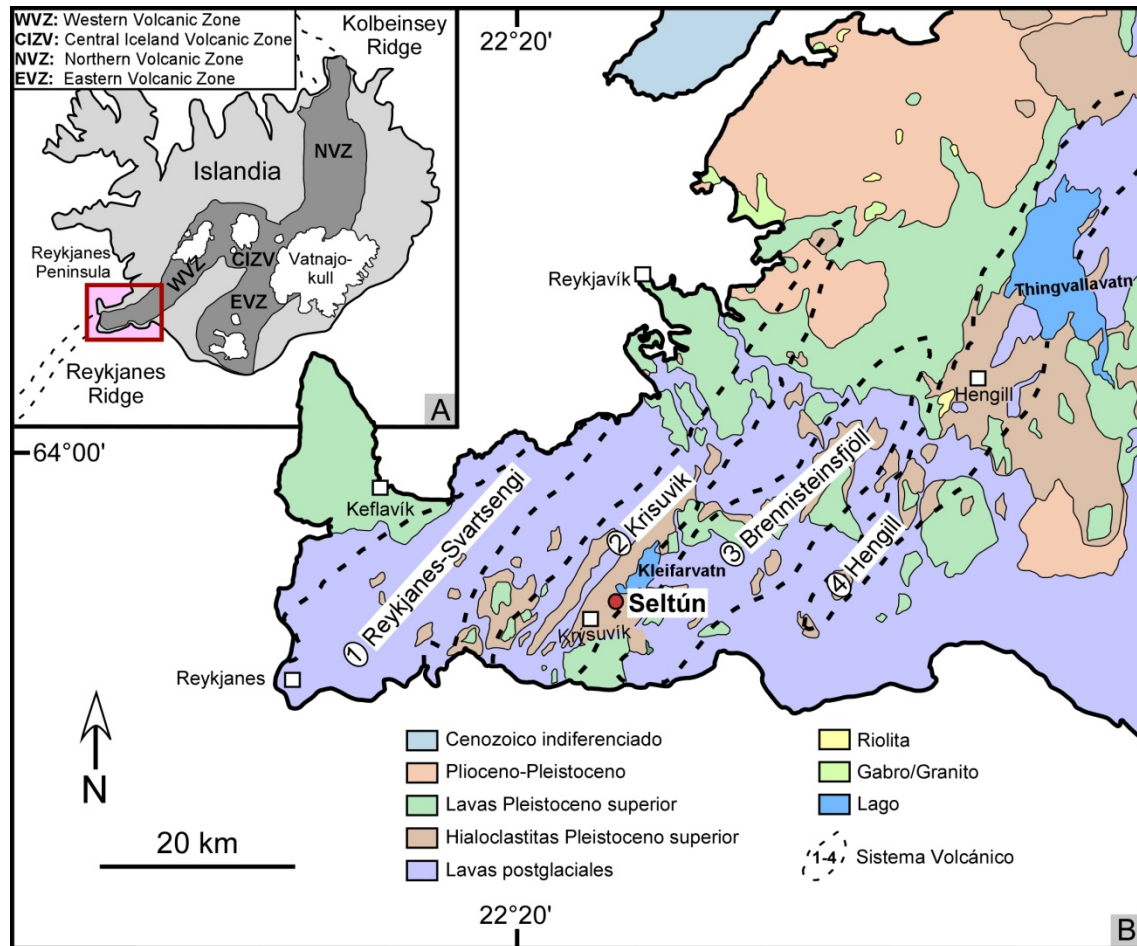


Figura 21. A. Localización de la península de Reykjanes (Islandia) y principales zonas volcánicas que configuran la bifurcación de la dorsal atlántica. B. Marco geológico de la península de Reykjanes en Islandia sudoccidental; modificado de Hardardóttir *et al.* (2009).

En esta península se han identificado cuatro sistemas volcánicos principales (Fig. 21), separados por redes de fracturas subparalelas, denominadas Reykjanes-Svartsengi, Krisuvik, Brennisteinsfjöll y Hengill (Jóhannesson & Sæmundsson, 1998; Thordarson & Larsen, 2007; Pedersen & Grosse, 2014). La zona central de estos sistemas volcánicos suele asociarse a campos geotermales de alta temperatura, donde se registran todo tipo de geomorfologías hidrotermales, desde fumarolas a solfataras, marmitas de barro (*mud pools*) y emanaciones de aguas termales (*hot springs*), siempre asociados a procesos de alteración hidrotermal en superficie.

El sustrato geológico de los campos geotermales está compuesto por hialoclastitas y lavas basálticas. Estas unidades forman estructuras volcánicas características, ampliamente extendidas en Islandia, originadas gracias a la intervención de erupciones volcánicas

fisurales que interaccionan directamente con las lenguas glaciares que las recubren (actividad volcánica subglacial). La evolución de estas estructuras volcánicas genera la formación de edificios glaciovolcánicos distinguidos geomorfológicamente a nivel paisajístico (Fig. 22A) (Thordarson & Larsen, 2007; Pedersen & Grosse, 2014). Las intrusiones volcánicas de tipo fisural se realizan mediante las siguientes etapas:

- Fase 1: Erupción efusiva subglacial responsable de la formación de lavas almohadilladas (*pillow lavas*). El calor de la actividad magmática funde la capa de hielo suprayacente, genera una bóveda de agua fundida que alberga las lavas almohadilladas e induce una estructura cónica de acumulación vulcanosedimentaria.

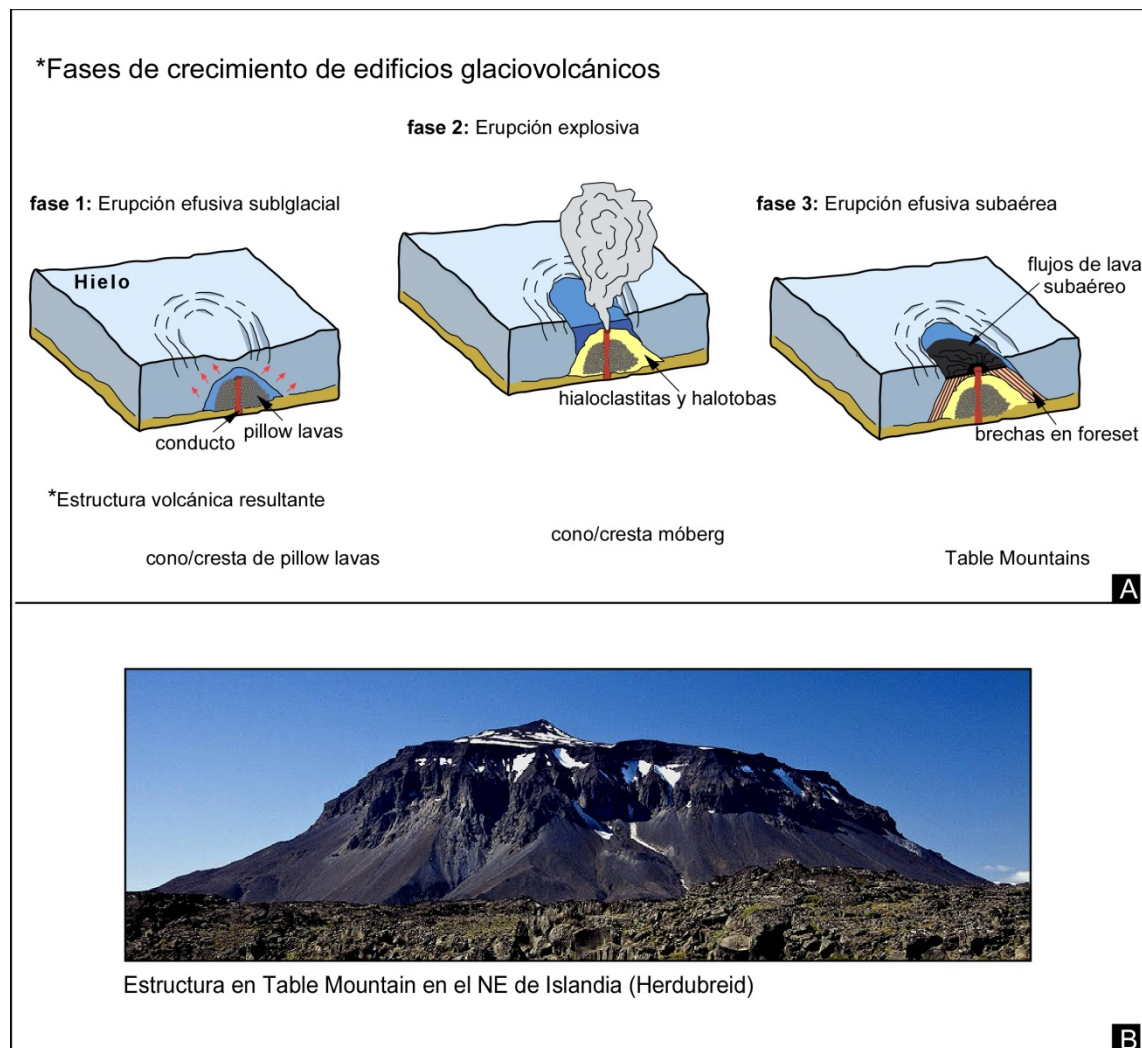


Figura 22. Geomorfología de estructuras volcanogénicas en Islandia. **A.** Desarrollo de edificios glaciovolcánicos en Islandia; modificado de Pedersen & Grosse (2014). **B.** Meseta compuesta por coladas volcánicas en Herdubreid; foto tomada de Dave McGarvie, earthandsolarsystem.files.wordpress.com/2013/02/herdubreid.jpg.

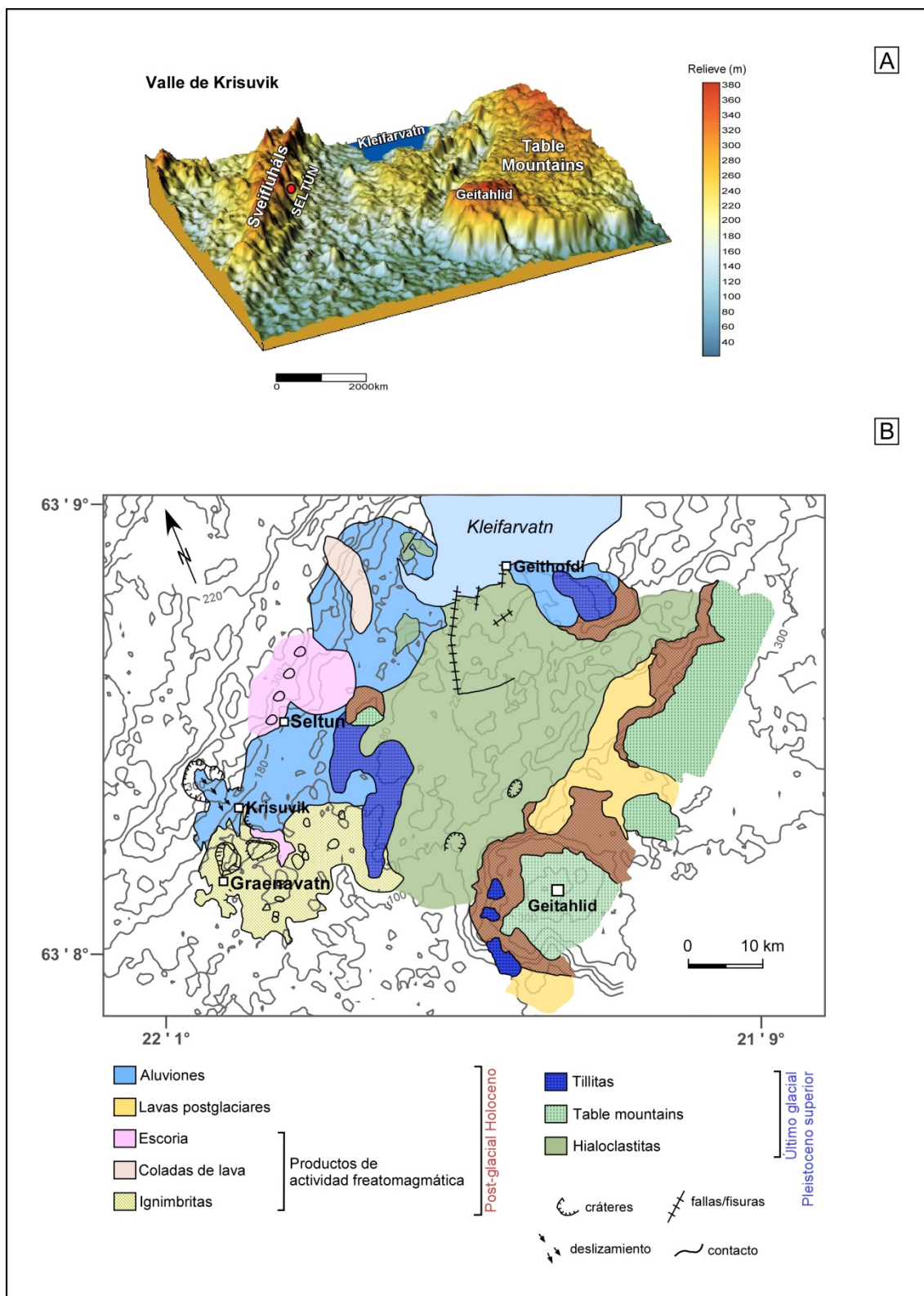


Figura 23. A. Relieve del valle de Krisuvík, con estructura tipo *graben*, donde se señalan los elementos orográficos más destacados. B. Mapa geológico y marco estratigráfico del valle de Krisuvík con situación del campo geotermal de Seltún; modificado de Malapitan (1995).



Figura 24. Aspectos geomorfológicos del campo de Seltún. **A.** Emanaciones hidrotermales en el flanco occidental del complejo volcanosedimentario pleistoceno. **B.** Vapor hidrotermal. **C.** Escarpe de relieve.

- Fase 2: Erupción explosiva asociada a la actividad freatomagmática, generando brechas volcánicas y depósitos vulcanoclásticos vítreos compuestos por clastos heterométricos (origen de hialoclastitas y hialotobas) que se acumulan por encima del edificio anterior de *pillow lavas*, generando una estructura resultante final cónica o cresta *moberg*.

- Fase 3: Erupción efusiva subaérea final, donde la actividad volcánica emerge superficialmente induciendo la formación de una depresión central o lago alimentado por la fusión del hielo generada por el calor magmático. El edificio volcánico consiguiente posee una morfología deltaica, compuesto por brechas que adoptan estructuras de estratificación cruzada tipo *foreset* (tobas de lapilli y brechas tobáceas) recubierto por coladas subaéreas de lava. La estructura resultante se denomina meseta o *Table Mountains*. Herdubreid es el ejemplo más impresionante de este tipo de estructura en Islandia, situado en su zona NE (Fig. 22B).

2.2 Geología del valle de Krísuvík: campo geotermal de Seltún

El área de estudio se sitúa en el campo geotermal de Seltún, que se ubica dentro del sistema volcánico de Krísuvík (sistema volcánico n° 2 en la Fig. 21). Este campo geotermal se sitúa en el margen occidental del valle de Krísuvík, configurado como una estructura de tipo *graben* (Fig. 23A). El valle puede considerarse como un gran complejo vulcanosedimentario formado por el retrabajamiento de las rocas volcánicas circundantes procedentes de zonas de mayor relieve. El valle de Krísuvík está rodeado por los principales puntos orográficos de la zona: próximo a las crestas de hialoclastitas de Sveifluhals, al NO de la estructura tabular de Geitahlid y al sur del lago Kleifarvatn (Vargas, 1992; Malapitan, 1995) (Fig. 23B).

Las rocas volcánicas que cubren el valle han registrado dos episodios eruptivos mayores. Durante el último periodo glacial del Pleistoceno superior, la principal actividad volcánica fue de tipo sub y supraglacial, terminándose durante el intervalo holoceno post-glacial (Fig. 23B). Durante el último periodo glacial se registró un depósito de hialoclastitas (vulcanismo subglacial), acompañado por coladas de lavas subaéreas (supraglacial). Destaca la presencia de lavas almohadilladas, tobas de hialoclastitas, brechas, diques y coladas de lava. Durante el intervalo post-glacial holoceno se registró la meteorización y erosión de estas rocas volcánicas, ya sea mediante actividad fluvial, eólica o influencia de pendientes inestables asociadas a la erupción de lavas basálticas post-glaciares y al depósito de productos de actividad freatomagmática, como escorias y lavas. La actividad freatomagmática en Islandia suele generar cráteres o conos volcánicos alineados a lo largo de fisuras (Thorarinsson, 1981; Thordarson & Larsen, 2007). Entre estos dos grandes grupos de materiales volcánicos se depositan tillitas (morrenas subaéreas), lo que marca una sucesión episódica de sedimentación glacial e interglacial.

El campo geotermal de Seltún (coordenadas: 63° 53' 49,064"N, 22° 3' 17,117" O) registra actualmente una actividad hidrotermal bastante significativa. Una red fluvial discurre sobre un sustrato compuesto por las hialoclastitas de Sveifluhals o sus productos de alteración correspondiente (Vargas, 1992; Mawejje, 2007). Las surgencias geotermale

del área favorecen el desarrollo de una red de arroyos que discurren a través de marcados desniveles (Fig. 24A-C), donde abundan los procesos de deslizamiento de pendiente. Se reconocen numerosos arroyos meandriformes (Fig. 25A), con una anchura máxima de 1 m y profundidades inferiores a 30 cm (Fig. 25B), afectados frecuentemente por procesos de desprendimiento de pendiente (Fig. 25C). Los desniveles y la actividad hidrodinámica de la red fluvial generan, en determinados tramos, pozas y meandros abandonados. Debido a la aparición intermitente de surgencias hidrotermales en el tramo fluvial, las aguas discurren cargadas en sílice hidrotermal, aunque su concentración fluctúa constantemente.

Entre las manifestaciones superficiales de la actividad hidrotermal destacan las marmitas de barro (Fig. 25E) y las sulfataras (Fig. 24B). Además, se observan espectaculares colores de alteración en el suelo (Fig. 25D) formados por la presencia de arcillas, zeolitas, azufre nativo y derivados disueltos en las aguas hidrotermales (Mawejje, 2007).

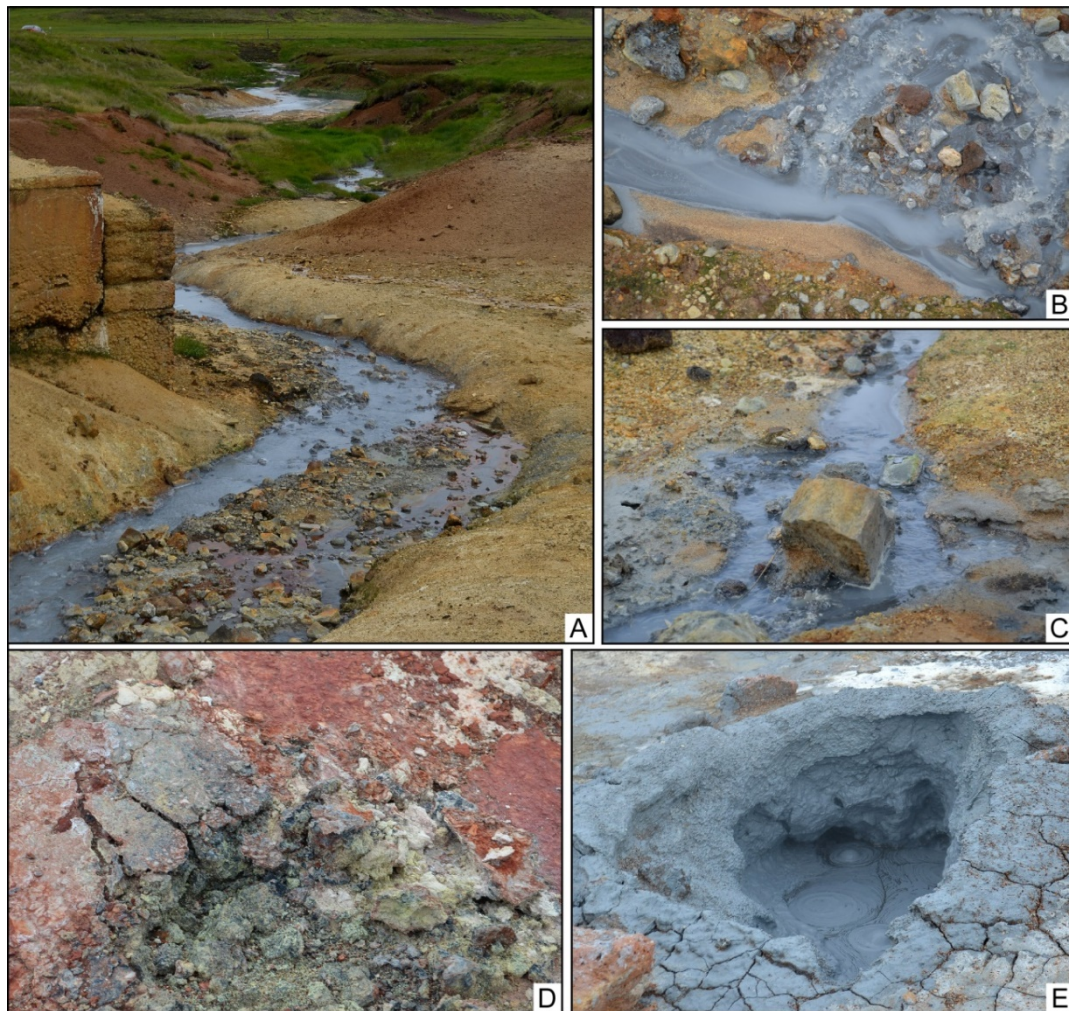


Figura 25. Aspectos macroscópicos del sustrato fluvial. **A.** Excavación de arroyo meandriforme en las paredes de hialoclastitas. **B.** Acumulación de bloques heterométricos en meandro abandonado. **C.** Bloque de desprendimiento. **D.** Coloración abigarrada de la superficie por alteración hidrotermal. **E.** Marmita de barro o *mud pool* rodeada por grietas de desecación.

3. Facies del lecho fluvial

Lo primero que llama la atención en el campo geotermal de Seltún es el carácter abigarrado o versicolor de los depósitos fluviales (Fig. 24D). La coloración ha sido estandarizada en este trabajo a partir del código de color de Munsell (Oyama & Takehara, 1991). De esta forma, se puede establecer una estimación visual macroscópica de la composición química de los materiales involucrados, ya que cada color es producido por la presencia de un determinado mineral (ver Tabla 4).

CARACTERES TEXTURALES	CÓDIGO	MINERAL
Textura laminada:		
▪láminas blancas (11–18 mm espesor)	10 YR 8/1–7/1	Sílice (SiO ₂)
▪láminas gris-negra (0,2–3 mm de espesor)	10 YR 1.7–5/1	Materia orgánica (m.o)
Alteración superficial:		
▪moteado de color amarillo	5 Y 8/7	Azufre nativo (S)
▪moteado de color naranja	7.5 YR 6/8–7/8	Jarosita (Ja)
▪moteado de color marrón claro	10 YR 5/4	Arcillas (Ar) y zeolitas (Ze)
▪moteado gris-azulado oscuro	5 BG 3/1	Pirita (Py)

Tabla 4. Relación entre las texturas microbianas y las coloraciones de alteración (código Munsell de Oyama & Takehara, 1991).

En el lecho de uno de los meandros abandonados descritos anteriormente se reconocen dos facies principales: unas areniscas mal seleccionadas (*S*), episódicamente interrumpidas por el desarrollo de costras microbianas⁶ (*L*).

S: Las areniscas son litoarenitas mal seleccionadas, de grano muy fino a grueso, que muestran laminaciones de bajo ángulo a subparalelas. Sus clastos son subredondeados y

⁶ No se utiliza el término “toba o *tuff* volcánica” porque no se trata de un tipo de roca formada por la acumulación de cenizas volcánicas expelidas por respiradores durante una erupción volcánica.

compuestos principalmente por cuarzo, feldespato y vulcanoclastos máficos irregularmente alterados. El cemento es de sílice amorfa.

Ls: Las costras microbianas o microestromatolitos muestran asimismo una laminación ondulada, formada por alternancias milimétricas de láminas grises a negras finas (0,2-1,4 mm) y blancuecinas más gruesas (12-18 mm). En ambas laminaciones (aunque más abundante y de mayor tamaño en las láminas blancas) destaca una porosidad fenestral⁷, de morfología ovalada y tamaños de hasta 4 mm.

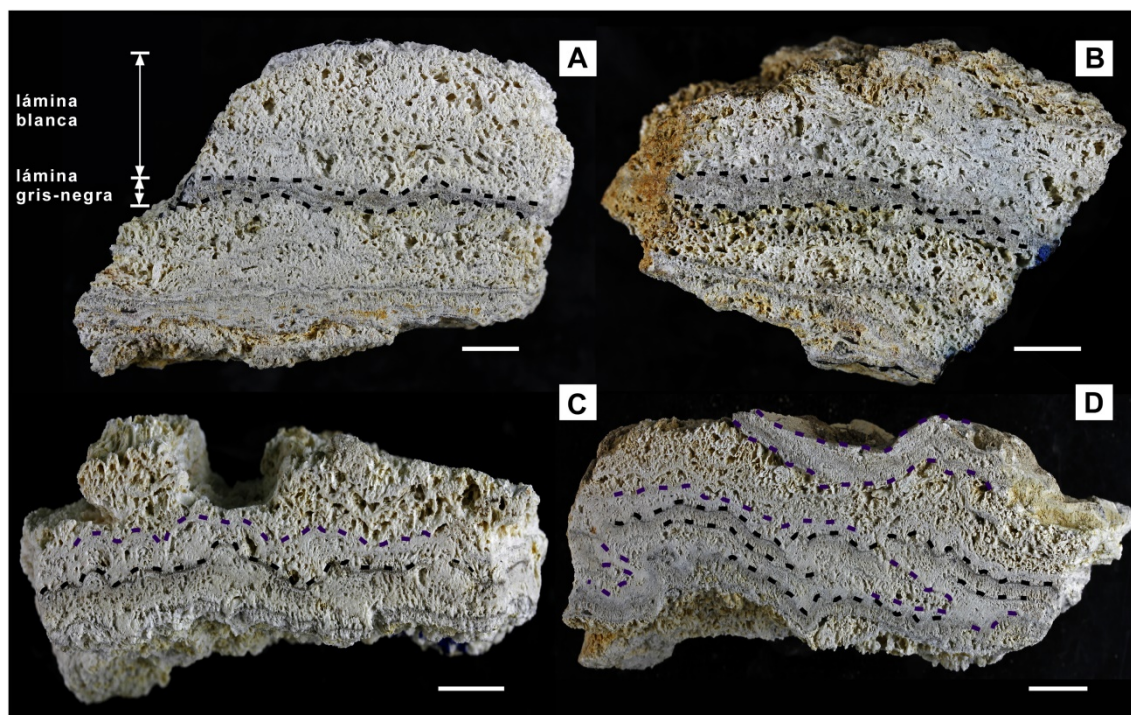


Figura 26. A-D. Lajas cortadas de muestras seleccionadas en el sustrato fluvial de un meandro abandonado. Se observa una alternancia en la coloración de tonos blancos y grises de microestromatolitos o tapices microbianos, representando una ciclicidad en el contenido de materia orgánica (mayor en las laminaciones grisáceas) y en la densidad y tamaño de la porosidad fenestral (menor en las laminaciones grisáceas); escalas = 1 cm.

La alternancia de ambas facies (Fig. 26-27) permite reconocer una ciclicidad en los procesos sedimentarios (alto flujo hídrico con transporte de sedimento arenoso: *S_t*) y biogénicos, responsables del desarrollo episódico de costras microbianas que estabilizarían el lecho fluvial. El desarrollo microbiano se produciría necesariamente bajo condiciones someras, en intervalos de calma o baja energía, durante los cuales el aporte detrítico disminuiría. El crecimiento microbiano se reestablecería tras cada interrupción de alta energía (favorecidos por incrementos en los aportes de las emanaciones hidrotermales, lluvia o deshielo), adaptándose a un sustrato heredado e irregular.

⁷ Se distingue porosidad fenestral (término descriptivo relacionado con los poros milimétricos irregulares, primarios o contemporáneos) y de crecimiento microbiano o *growth framework* (término genético relativo a los espacios submilimétricos que separan los pseudomorfos microbianos). Se trata de dos términos relacionados pero no sinónimos, uno descriptivo, el otro genético y ambos relacionados con escalas diferentes.

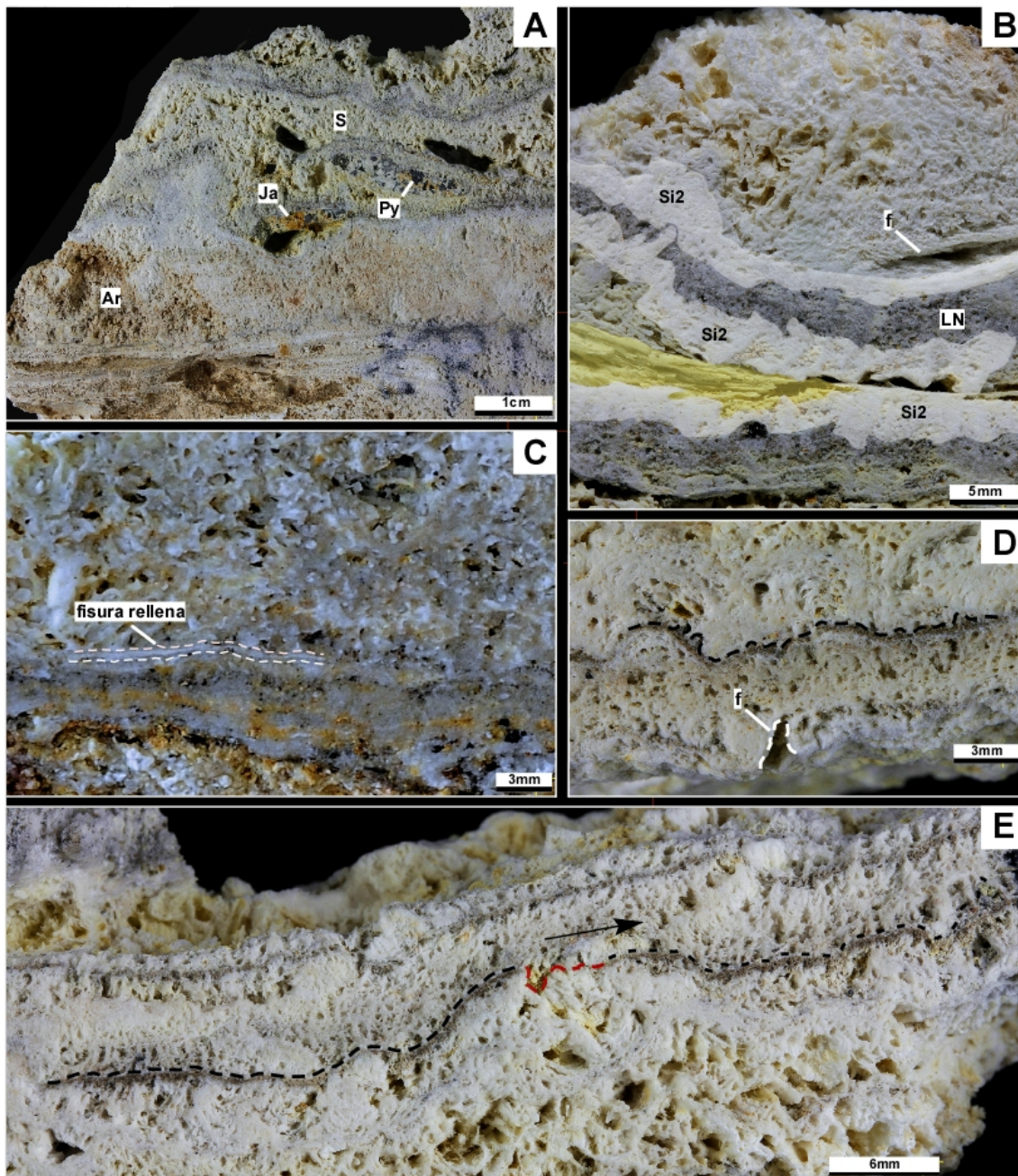


Figura 27. Aspectos macroscópicos de los tapices microbianos silicificados. **A.** Relaciones geométricas entre las laminaciones silicificadas, los rellenos erosivos de arcillas y zeolitas (Ar), la precipitación de azufre nativo (S) y la precipitación de minerales autígenicos (Ja- jarosita y Py- pirita). **B.** Sección artificialmente coloreada para destacar los contactos irregulares entre las alternancias microbianas (blanco/gris o LN/Si2) y la precipitación de azufre nativo (amarillo). **C.** Relleno de fisuras sinsedimentarias que afectan a la porosidad fenestral. **D.** Contactos irregulares entre las laminaciones microbianas (f) indicando la actividad erosiva registrada en el sustrato fluvial. **E.** Detalle de los contactos erosivos entre las laminaciones microbianas.

4. Textura microbiana

Previamente a la caracterización de los procesos diagenéticos conviene describir las texturas de los pseudomorfos microbianos, reconocibles gracias a los procesos de silicificación que serán detallados en el apartado siguiente.

4.1. Morfologías de los pseudomorfos microbianos

El estudio de la morfología microbiana, a escala submilimétrica, precisa del uso del Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). Éste permite reconocer la ultraestructura de los pseudomorfos microbianos. Dos asociaciones morfológicas microbianas se reconocen:

(1) Las laminaciones blancas de las costras microbianas están formadas por redes entrelazadas de filamentos de hasta 40 μm de longitud y 5 μm de diámetro. Los filamentos se entrecruzan formando redes 3D extremadamente porosas (origen de la porosidad de crecimiento microbiano; Fig. 28A). Aunque menos abundantes, los filamentos aparecen asociados a otro tipo de comunidad microbiana, de forma globulosa (esferas de hasta 20 μm de diámetro), que forman texturas botroidales minoritarias.

(2) La costra microbiana que desarrolla las laminaciones grisáceas oscuras y negras muestra una mayor diversidad de formas microbianas: filamentosas (con longitudes cercanas a las 4 μm por anchuras de hasta 5 μm), cocoidales (con diámetros en torno a 5 μm , en algunos casos difíciles de distinguir de los precipitados de ópalo) y “bacteriformes” (en torno a 8-15 μm de largo por 3-8 μm de ancho; Fig. 28B). El ensamblaje 3D de estas formas genera una porosidad menos densa y de menor tamaño que en la textura microbiana anterior. Los cementos aparecen en forma de incrustaciones sobre las superficies microbianas externas y como aglomerados botroidales de esferas de ópalo-A.

4.2 Análisis composicional de la relación C/Si: grado de silicificación

Los análisis de la Energía de Dispersión Espectroscópica (EDS) aportan información sobre la distribución espacial (2D) de elementos mayores. En nuestro caso, el interés abordado es el estudio del grado de silicificación y, como consecuencia, de la disminución del contenido en materia orgánica original (representada por la abundancia en el elemento C) y su sustitución por sílice (Si). Las cartografías elementales de la figura 28C-E muestran una imagen composicional, donde las zonas más ricas en sílice son más brillantes, mientras que las zonas más ricas en carbono (banda central) son más opacas y se correlacionan con la presencia de costras microbianas pobres en sílice. En el mapeo EDS realizado se puede observar la distribución de C y la Si mediante colores falsos. La figura 28F-G muestra los perfiles composicionales de un corte lineal que atraviesa el contacto entre las costras claras y oscuras, lo que permite confirmar la modificación en la relación C/Si a través de dichas alternancias.

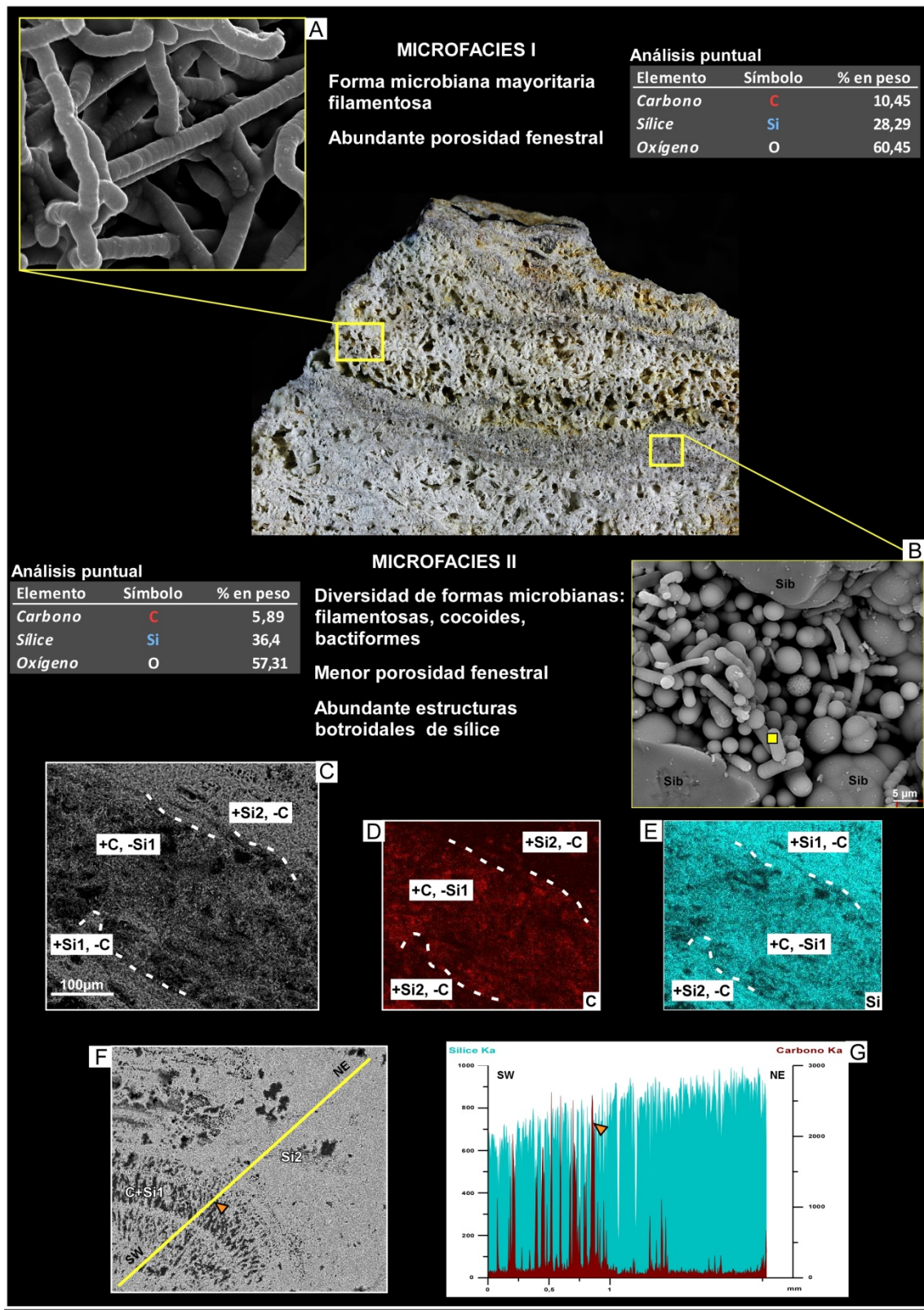


Figura 28. Imágenes de electrones retrodispersados (BSE) de la alternancia de fábricas microbianas de alta (A) y baja (B) porosidad fenestral, dominados por los filamentos microbianos y las texturas botroidales (Sib), respectivamente. C. Fotografía tomada con el MEB ($e=1:100\ \mu\text{m}$). D-E. Mapas de concentraciones de los elementos C y Si, respectivamente. F-G. Análisis comparado y semicuantitativo de la concentración en C y Si en un corte lineal que atraviesa las laminaciones claro-oscuro con diferente densidad de porosidad fenestral.

En las láminas blancas, de predominio filamentosos y mayor densidad de porosidad fenestral, las paredes de los filamentos microbianos muestran una relación C/Si (% en peso) próxima a 1/6, lo que puede considerarse como un indicador geoquímico del grado de silificación primaria. En las láminas grisáceas, de mayor contenido en materia orgánica y diversidad de pseudomorfos microbianos, el grado de silificación alcanza valores de C/Si cercanos a 1/3, lo que permite confirmar una concentración residual de materia orgánica mucho más importante que en la costra blanquecina. La relación C/Si es clara: mayores concentraciones de C representan laminaciones con mayor contenido (y menor intensidad de silificación) de materia orgánica, mientras que las menores concentraciones en C vienen correlacionadas con mayores proporciones en sílice.

5. Procesos diagenéticos tempranos

Tras la sedimentación de la facies terrígena descrita y su incrustación episódica por tapices microbianos, el lecho fluvial ha sufrido una serie de alteraciones causadas por la química de las aguas de escorrentía. Como consecuencia directa de los aportes realizados desde las surgencias de las aguas termales cercanas, los fluidos han registrado importantes modificaciones en su contenido en azufre, sílice y hierro, así como en su temperatura, Eh y pH, lo que ha condicionado la biomineralización externa de las comunidades microbianas.

5.1 Secuencia paragenética

Los análisis DRX (Fig. 29-35) de las costras microbianas permiten reconocer la presencia de jarosita [$\text{KFe}_3^{3+}(\text{SO}_4)_2(\text{OH})_6$], pirita (FeS_2), plagioclasa (principalmente albita: $\text{NaAlSi}_3\text{O}_8$), arcillas (caolinita: $\text{Al}_2\text{Si}_2\text{O}_5(\text{OH})_4$ y grupo de la esmectita, como la montmorillonita: $(\text{Na,Ca})_{0.3}(\text{Al,Mg})_2\text{Si}_4\text{O}_{10}(\text{OH})_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), zeolitas como la heulandita [$(\text{Na,Ca}_4)(\text{Si}_{27}\text{Al}_{19})\text{O}_{72} \cdot 24\text{H}_2\text{O}$] y la fillipsita [$(\text{Ca}_3\text{K}_6\text{Na}_6)(\text{Si}_{10}\text{Al}_6)\text{O}_{32} \cdot 12\text{H}_2\text{O}$], esta última con reflexión a d: 3,59878 Å; El-Kammar *et al.*, 2015) y fragmentos de escoria (<5 mm). Tanto las arcillas como las zeolitas suelen representar los productos de alteración de sustratos basálticos a baja temperatura (Schramm *et al.*, 2005). Aunque el ópalo-A es omnipresente (Fig. 30B-C), los análisis XRD también han permitido reconocer los picos de la cristobalita (ópalo-C) o de la cristobalita junto a la trimidita (ópalo-CT) (Fig. 29A-B).

El estudio a partir del microscopio petrográfico de la estructura microbiana silicificada del depósito de Seltún ha permitido reconstruir una secuencia paragenética de procesos. La secuencia se ha dividido en una sucesión de eventos de mineralización, sean sinsedimentarios (singénesis) y/o en contacto continuo con el nivel freático (eogénesis). Cabe destacar que el área de estudio presenta una alta permeabilidad, ya que los sedimentos fluviales formados por el material volcánico del sustrato poseen mala selección granulométrica, están bastante fracturados y han mantenido una alta permeabilidad, por lo que la circulación de los fluidos ha sido elevada en todo momento.

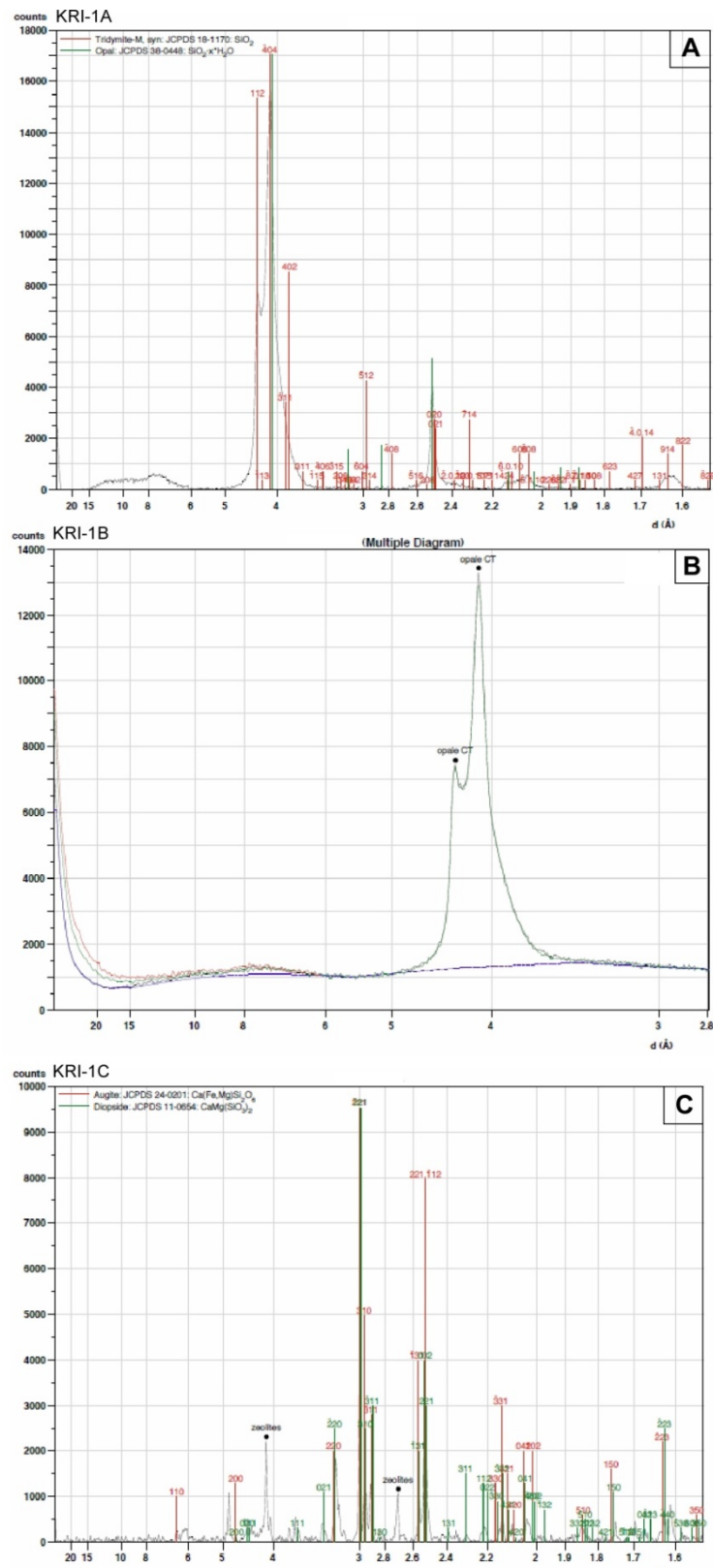


Figura 29. Difractogramas de rayos X (agregados orientados) identificados de las muestras KRI-1A3T (tridimita y ópalo), KRI-1B (ópalo-CT) y KRI-1C (augita y diópsido); el eje de las abscisas representa la variación angular (2θ).

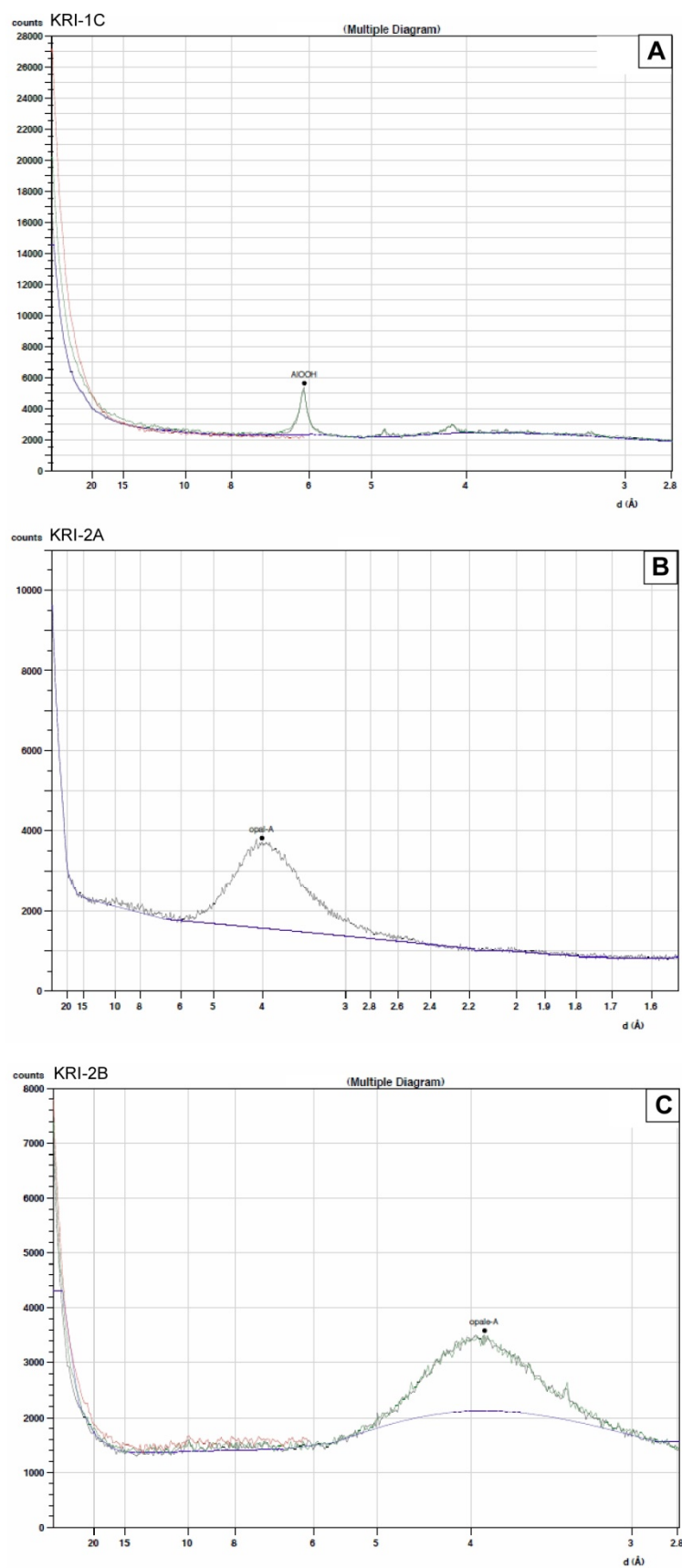


Figura 30. Difractogramas de rayos X (agregados orientados) identificados en las muestras KRI-1C, KRI-2A (ópalo-A) y KRI-2B (ópalo A); las numeraciones mostradas representan los índices de Miller (hkl); el eje de las abscisas representa la variación angular (2θ).

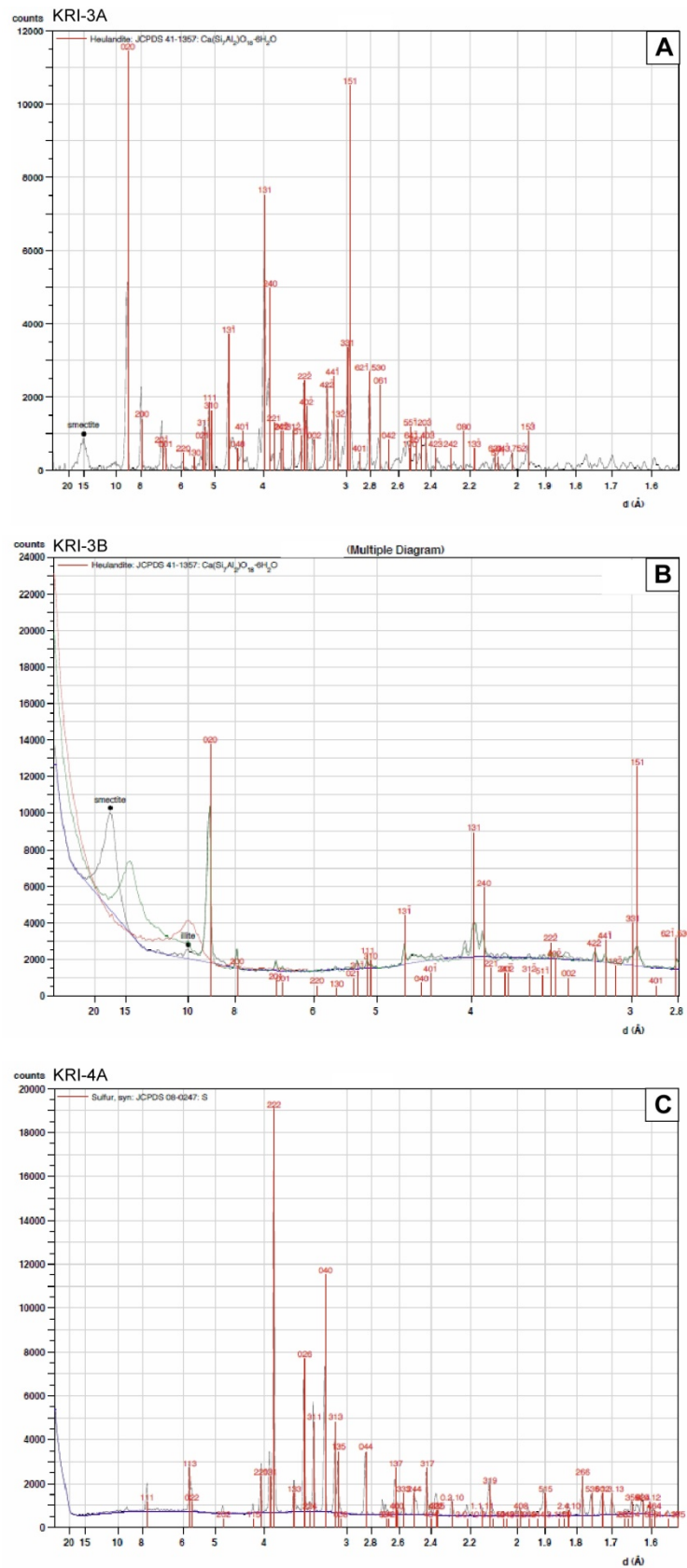
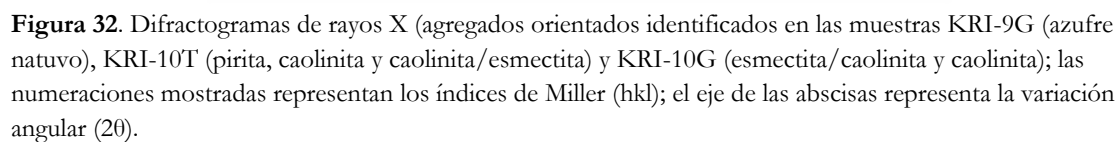


Figura 31. Difractogramas de rayos X (agregados orientados) identificados en las muestras KRI-3A (heulandita), KRI-3B (heulandita) y KRI-4A (azufre nativo); las numeraciones mostradas representan los índices de Miller (hkl); el eje de las abscisas representa la variación angular (2θ).



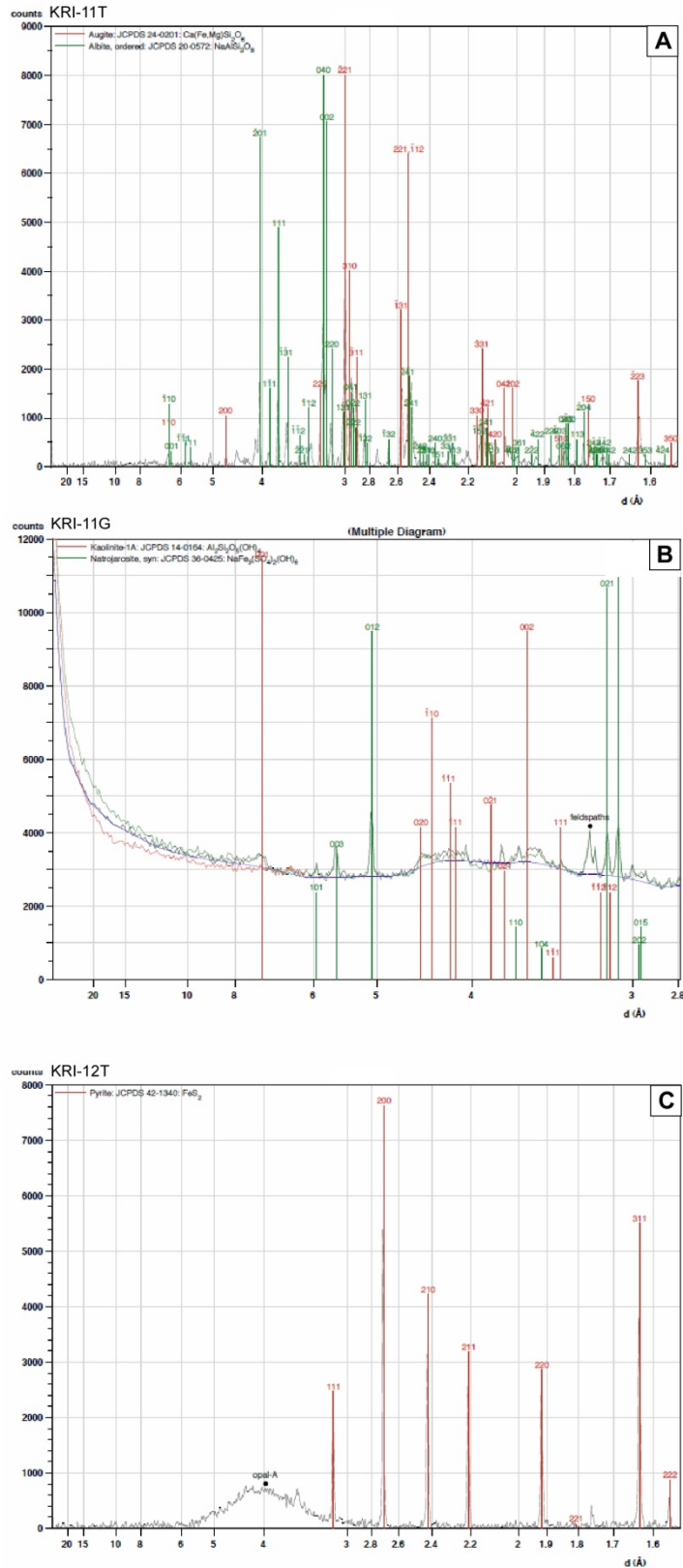


Figura 33. Difractogramas de rayos X (agregados orientados) identificados en las muestras KRI-11T (augita y albita), KRI-11G (caolinita y natrojarosita) y KRI-12T (pirita); las numeraciones mostradas representan los índices de Miller (hkl); el eje de las abscisas representa la variación angular (2θ).

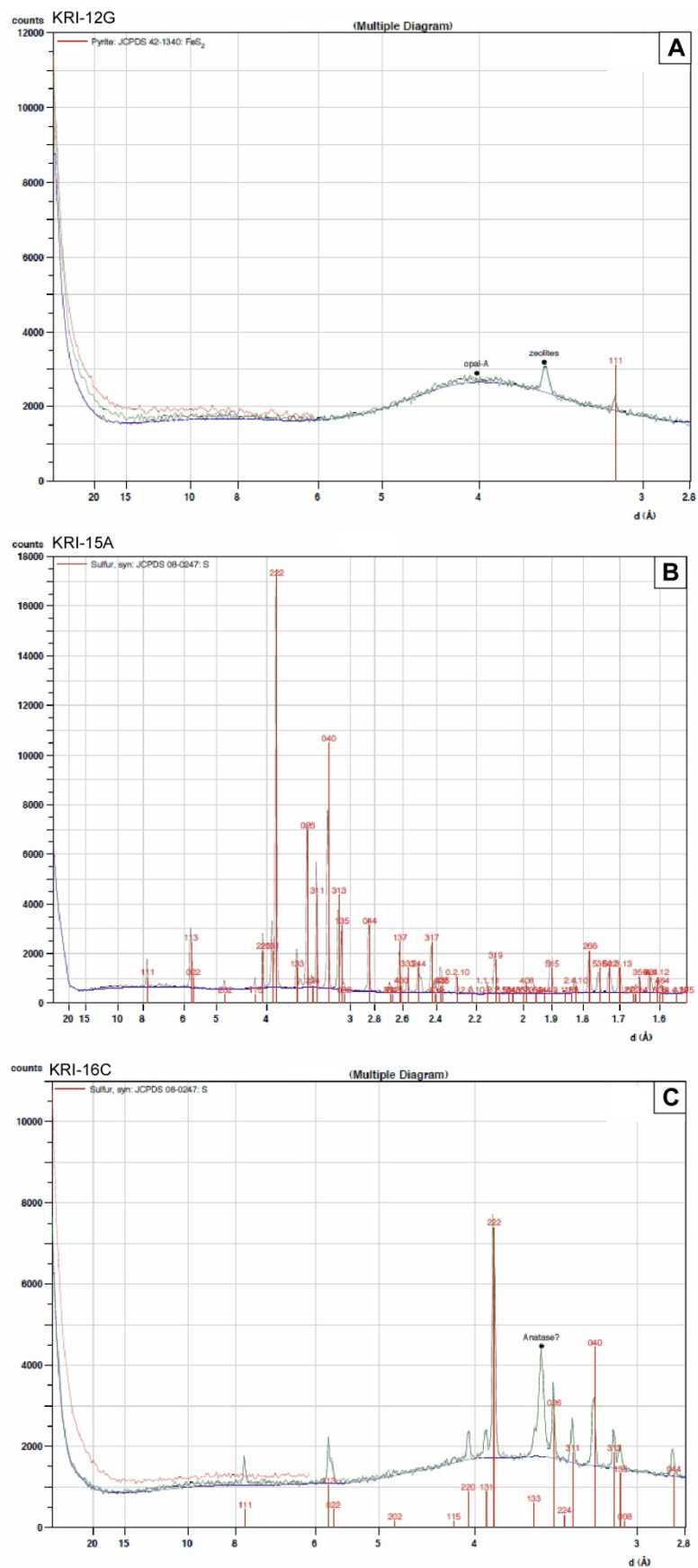


Figura 34. Difractogramas de rayos X (agregados orientados) indetificados en las muestras KRI-12G (pirita), KRI-15A (azufre nativo) y KRI-16C (azufre nativo); las numeraciones mostradas representan los índices de Miller (hkl); el eje de las abscisas representa la variación angular (2θ).

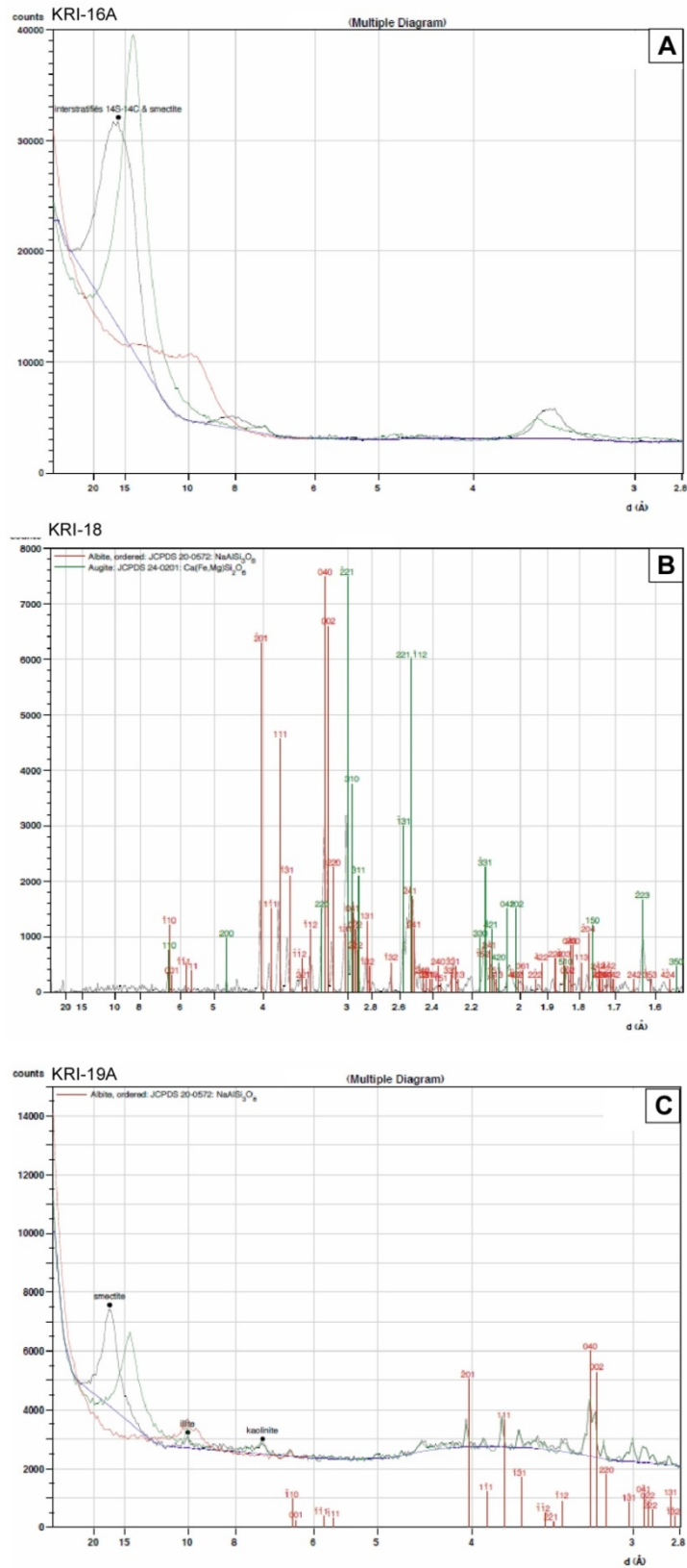


Figura 35. Difractogramas de rayos X (agregados orientados) identificados en las muestras KRI-16A (interestratificados tipo illita/esmectita), KRI-18 (albita y augita) y KRI-19A (ilita, caolinita y esmectita); las numeraciones mostradas representan los índices de Miller (hkl); el eje de las abscisas representa la variación angular (2θ).

La acumulación de vulcanoclastos, subredondeados y de tamaño arena, es simultánea al desarrollo de la estructura microbiana, incorporándose en la laminación microbiana original. Entre éstos podemos resaltar la presencia de albita, augita, fragmentos de roca volcánica (escoria), azufre nativo, arcillas, zeolitas y jarosita (DRX). La diagénesis comienza durante el estado en vivo de los organismos microbianos que están sujetos a una permineralización silíceas influenciada por el ambiente hidrotermal en el que se desarrollan, por lo que se trata de una biomineralización contemporánea. El sedimento fluvial fue muestreado en superficie, por lo que no ha sufrido modificaciones minerales relacionadas con el enterramiento profundo.

Tres procesos diagenéticos llaman la atención: la incrustación/permineralización de las figuras microbianas (ahora pseudomorfos), la cementación de la porosidad de crecimiento microbiana/fenestral primaria y la precipitación de azufre nativo y minerales autigénicos.

1. Cementación de la porosidad primaria (Si⁸). Se caracteriza por el desarrollo de asociaciones con textura botroidal, con esferas de tamaños variable, entre los 0,3 y los 1,2 µm. La sílice botroidal⁹ (en las figuras: *Sib*) forma agregados con morfología esférica a poligonal, con tamaños globales entre 9 y 16 µm, que desarrollan racimos (de dimensiones 65 µm x 53 µm) que se superponen a las formas microbianas (textura destructiva). Su precipitación supone un aporte continuado de fluidos ricos en sílice que atraviesan la permeabilidad natural del sustrato fluvial (Fig. 36A-F), generando la cementación parcial de sus poros primarios (Fig. 37A-F). La cementación de la porosidad primaria no conserva la estructura microbiana original, sino que engrosa la envuelta silíceas de las estructuras microbianas, destruyendo la morfología y texturas microbianas originales.

2. Incrustación y permineralización (Si'). Es contemporánea a la fase anterior de incrustación (Si). La sobresaturación en sílice de las aguas hidrotermales ha generado la precipitación de costras de ópalo amorfo sobre la superficie microbiana y la sustitución de sus componentes orgánicos. Las superficies microbianas actúan como nucleación de las esferas de ópalo-A que, en función de su tamaño y sus asociaciones, pueden mimetizar perfectamente o destruir la morfología inicial del microorganismo. Se reconocen esferas individuales de ópalo-A de escala nanométrica, aunque su tamaño generalmente se incrementa mediante aumento de su diámetro o coalescencia de esferas generando costras de hasta 50 µm. En la estructura básica de un filamento microbiano podemos distinguir: (1) el tricoma (*trichome*) formado por una fila de células separadas por septos o tabiques y, potencialmente, (2) la vaina (*sheath*) o envuelta que engloba la pared celular (Golubic & Knoll, 1993) (Fig. 38). La adición de esferas de ópalo-A sobre la superficie microbiana se conoce como incrustación externa (Jones *et al.*, 1997a,b, 2001, 2002, 2004; Phoenix *et al.*, 2000; Lynne & Campbell, 2003) (Fig. 39-40). Algunas células son incrustadas durante su ciclo vital (Konhauser & Phoenix, 2001; Konhauser & Riding, 2012), sirviendo de soporte

⁸ Las siglas Si y Si' no hacen referencia a un orden cronológico de precipitación, sino a la distinción entre dos tipos de texturas silíceas desarrolladas de forma contemporánea.

⁹ Botroidal hace referencia aquí a la asociación globular de esferas de ópalo. En ningún caso este término descriptivo (textural) se relaciona con ningún hábito mineral cristalino.

al desarrollo de nuevas colonias microbianas. Cuando las esferas de ópalo-A traspasan la pared de la vaina reemplazan la materia orgánica y/o rellenan los poros intracelulares, mediante un proceso conocido como impregnación o permineralización (Riding, 1991; Jones *et al.*, 1997a, 2003). Este último, a diferencia de la incrustación externa, implica necesariamente la muerte del microorganismo y el comienzo de los procesos de degradación celular que, a su vez, generarán modificaciones en las condiciones redox y pH del entorno (Souza-Egipsy *et al.*, 2005).

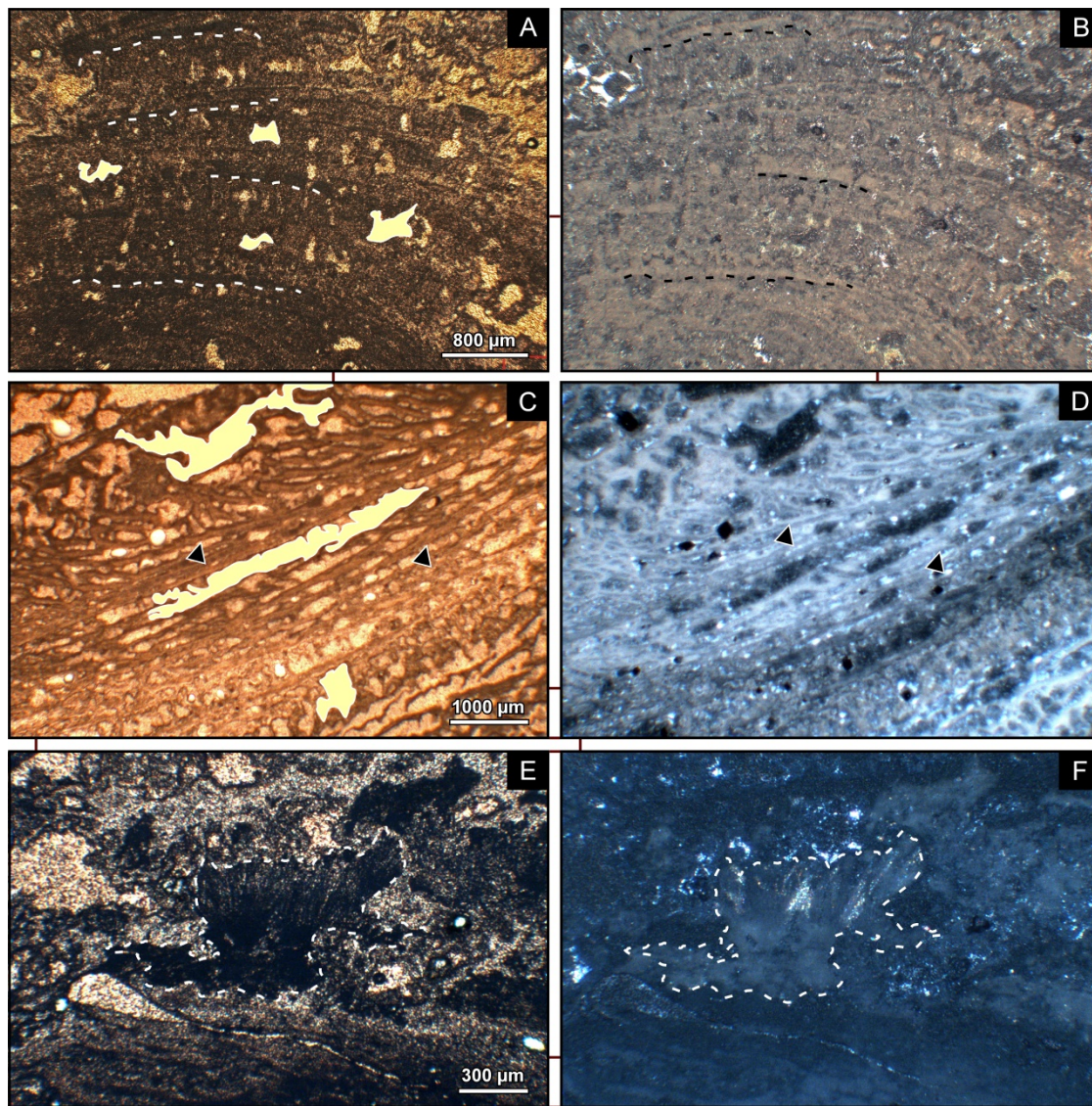


Figura 36. Fotografías al microscopio petrográfico de las texturas microbianas silicificadas. **A-B.** Microestromatolitos dómicos silicificados en luz paralela (A) y polarizada (B). **C-D.** Aspecto filamentoso (flechas) de la textura microbiana en luz paralela (C) y polarizada (D). **E-F.** Costra en abanico con filamentos radiales en luz paralela (E) y polarizada (F).

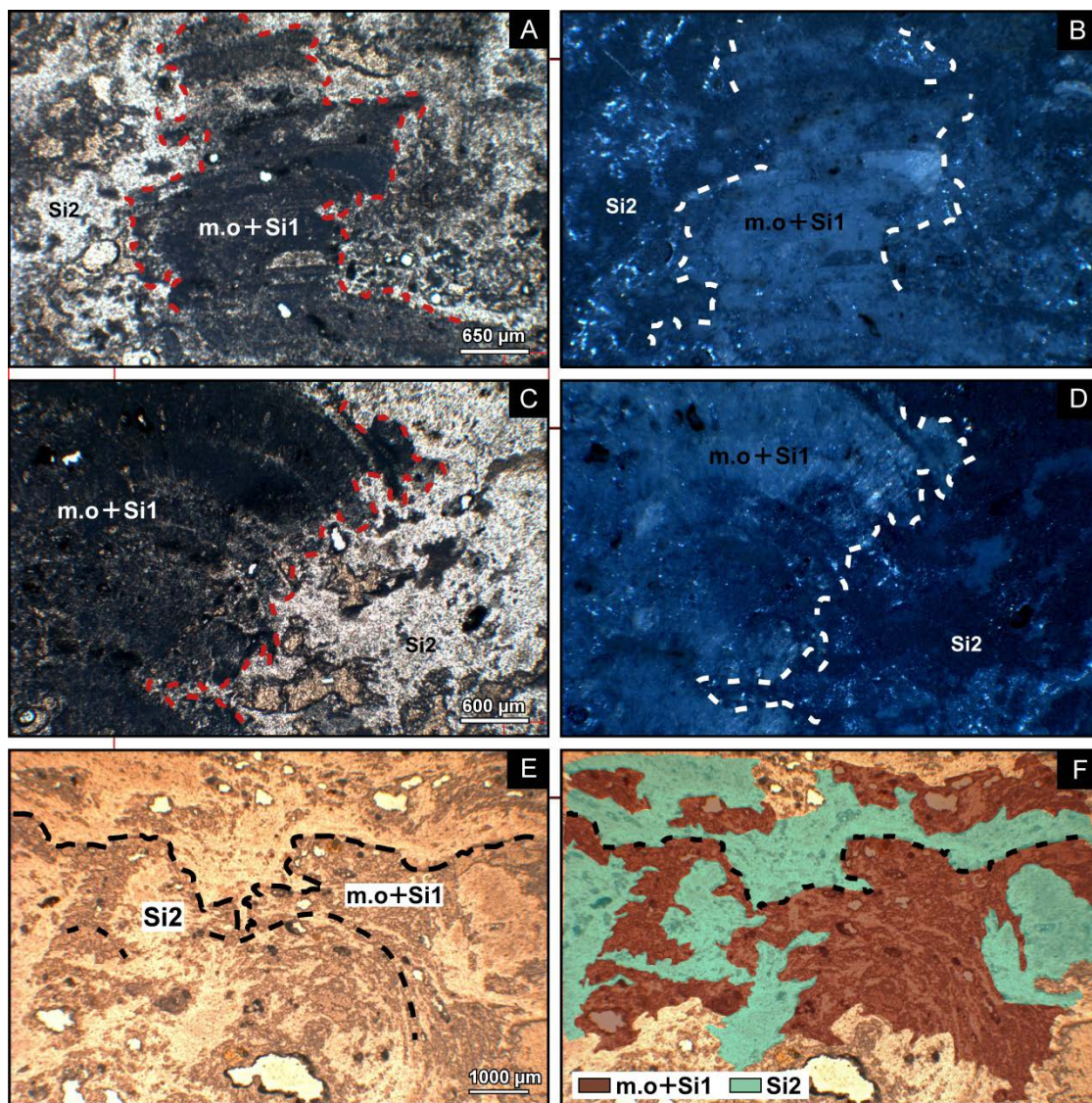


Figura 37. Fotografías al microscopio petrográfico mostrando los procesos de silificación de las texturas microbianas (Si1) y el relleno de la porosidad fenestral primaria (Si2). **A-B.** Microstromatolito columnar silicificado con luz paralela (A) y polarizada (B). **C-D.** Detalle de su contacto lateral con el sustrato sedimentario parcialmente silicificado (Si2). **E-F.** Contactos erosivos de una sucesión de microstromatolitos silicificados dómicos y columnares (m.o+Si1) y el sedimento encajante (Si2); con luz paralela (E) y polarizada (F).

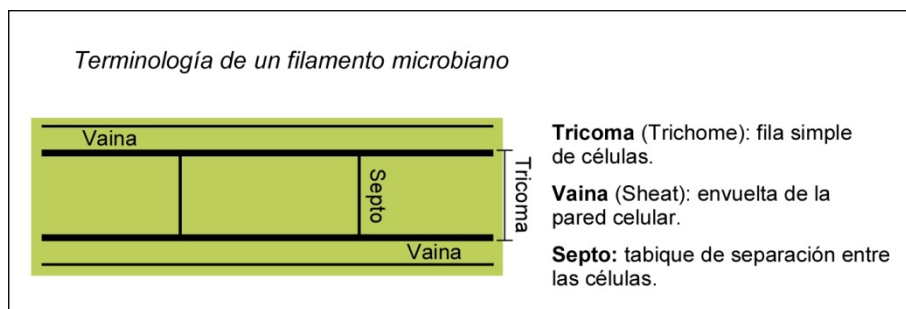


Figura 38. Terminología utilizada en el texto en la descripción de los filamentos microbianos (modificado de Jones *et al.*, 2001).

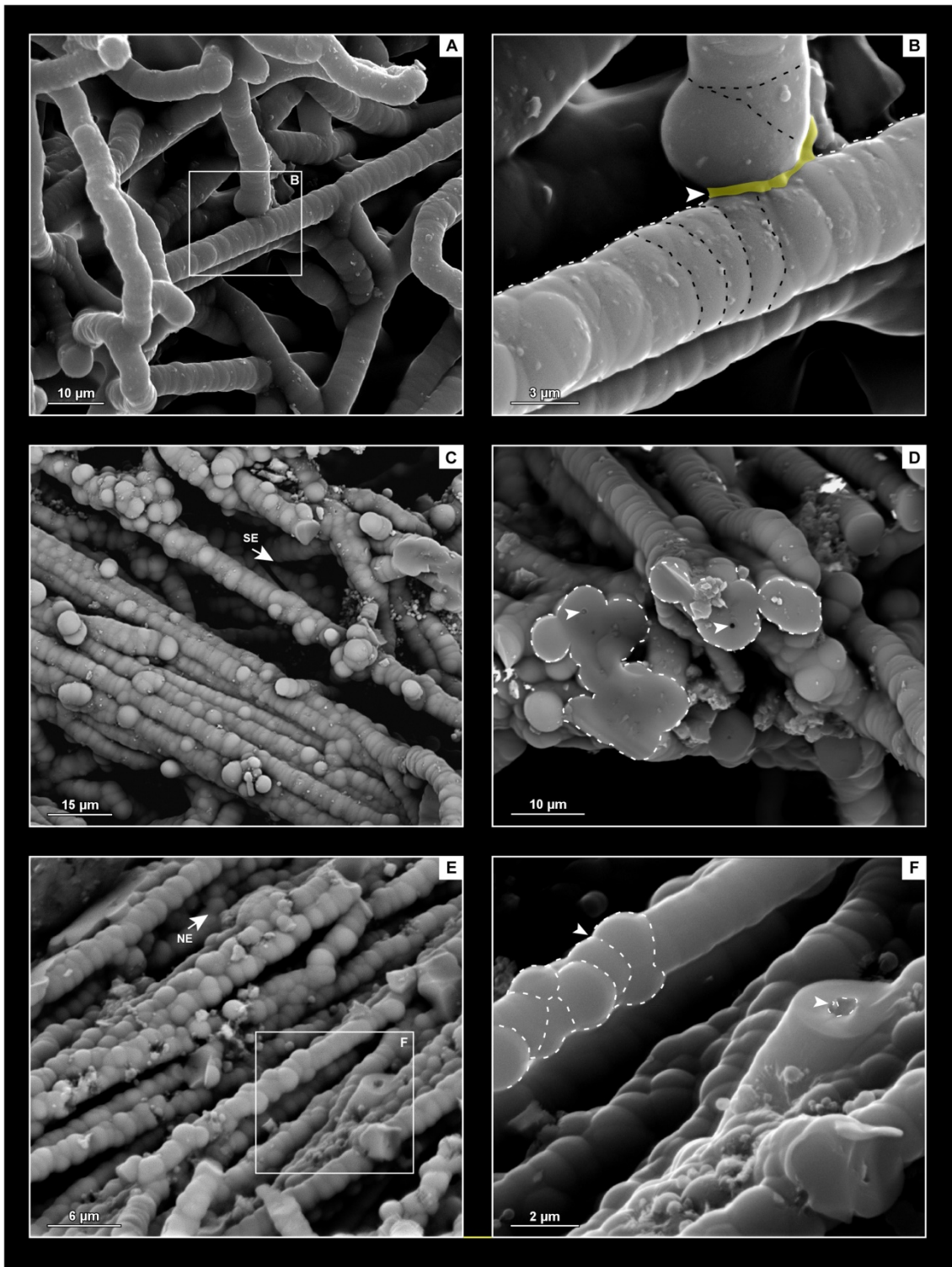


Figura 39. Fotografías tomadas con el MEB de filamentos microbianos. **A.** Distribución de filamentos en una red 3D con bifurcación de algunos filamentos. **B.** Detalle del recuadro anterior donde se aprecia la no bifurcación de dos filamentos septados. **C.** Haz de filamentos. **D.** Secciones transversales de filamentos donde se observa la apertura central (lumen), generalmente sellada con sílice. **E.** Haz de filamentos. **F.** Detalle de recuadro anterior donde se observa la superposición de esferas de ópalo-A que, en algunos casos, no impide el reconocimiento del lumen central.

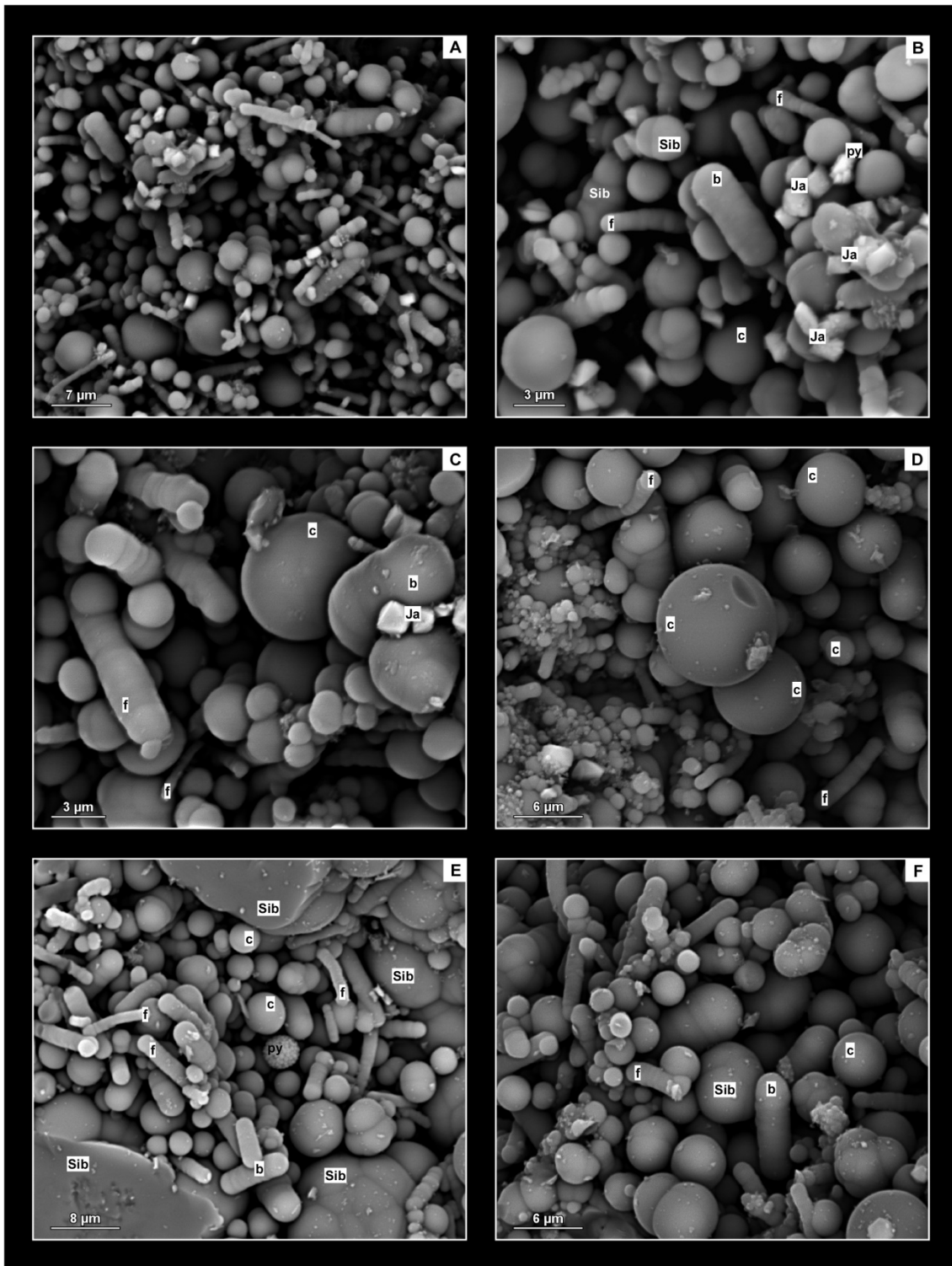


Figura 40. Fotografías tomadas con el MEB de las texturas microbianas botroidales. **A-F.** Distribución al azar de bacteriformes (b), cocoides (c) y filamentos (f) inmersos en una porosidad con geometría irregular; sobre las paredes se han precipitado cristales automórficos de jarosita (Ja), cristales framboidales de pirita (py) y sílice botroidal (Sib).

Los filamentos son las formas predominantes en los depósitos estudiados y su abundancia caracteriza la microfacies microbiana de las laminaciones más claras. En algunas secciones longitudinales puede observarse cómo los filamentos tienen septos (Fig.

39B, F). Los filamentos se disponen al azar o en haces orientados. En el primer caso (Fig. 39A-B), los filamentos forman un tejido 3D poco compacto, con abundantes poros interfilamentosos. Entre la red filamentosa se ubican otras formas microbianas como las cocoidales y las bacteriformes. En los sectores que se disponen en haces orientados, los filamentos forman manojos y tapices (Fig. 39C, F). El contorno de los filamentos es claramente sinuoso ocasionado por la incrustación de las esferas de ópalo-A (Fig. 39C-E). Sin embargo, la sinuosidad puede variar dentro de un mismo filamento ya que la distribución, número y grado de coalescencia de las esferas de ópalo-A es heterogéneo.

Las secciones transversales presentan una apertura central o lumen (Fig. 39D), en ocasiones sellada por sílice. En la unión de dos filamentos se forma puentes de sílice de espesor irregular, próximo a las $\sim 45 \mu\text{m}$ (Fig. 39B).

Los cocoides y bacteriomorfos predominan en la microfacies de las laminaciones oscuras. Ambos se disponen al azar (Fig. 40A-F). La porosidad restante es de menor tamaño que la que caracteriza las laminaciones claras dominadas por filamentos. El tamaño mayor de esta porosidad oscila entre las 9 y las 16 μm . Los cocoides poseen un D_T variable, de 5 a 10 μm . Su superficie puede ser ondulada o lisa. Los bacteriomorfos tienen una morfología ovalada, sus bordes pueden ser rectos o sinuosos y presentan tamaños promedios de 7 μm y un D_T de aproximadamente 3 μm .

3. Precipitación de azufre nativo y minerales autigénicos, como la jarosita $[\text{KFe}_3(\text{SO}_4)_2(\text{OH})_6]$ y la pirita (FeS_2) (Fig. 41A-H). Su precipitación es contemporánea o posterior a los primeros procesos de silicificación Si y Si', ya que pueden experimentar procesos de re-silicificación e incluso su erosión y transporte, reconociéndose como extraclastos subredondeados, con tamaños en torno a 3 μm . Los cristales de jarosita (no transportados) poseen una forma subidiomorfa y tamaños de hasta 15 mm de anchura (Fig. 41C-H). La pirita puede aparecer en forma de costras milimétricas ($\sim 3 \text{ mm}$), como agregados dispersos de cristales con morfologías subidiomorfas (tamaños entre 85 μm -0,2 mm; Fig. 41A-B), mosaicos entre 0,4 y 0,7 μm de tamaño o reemplazando a la jarosita. La erosión de las costras microbianas ha incorporado ambos minerales autigénicos como extraclastos.

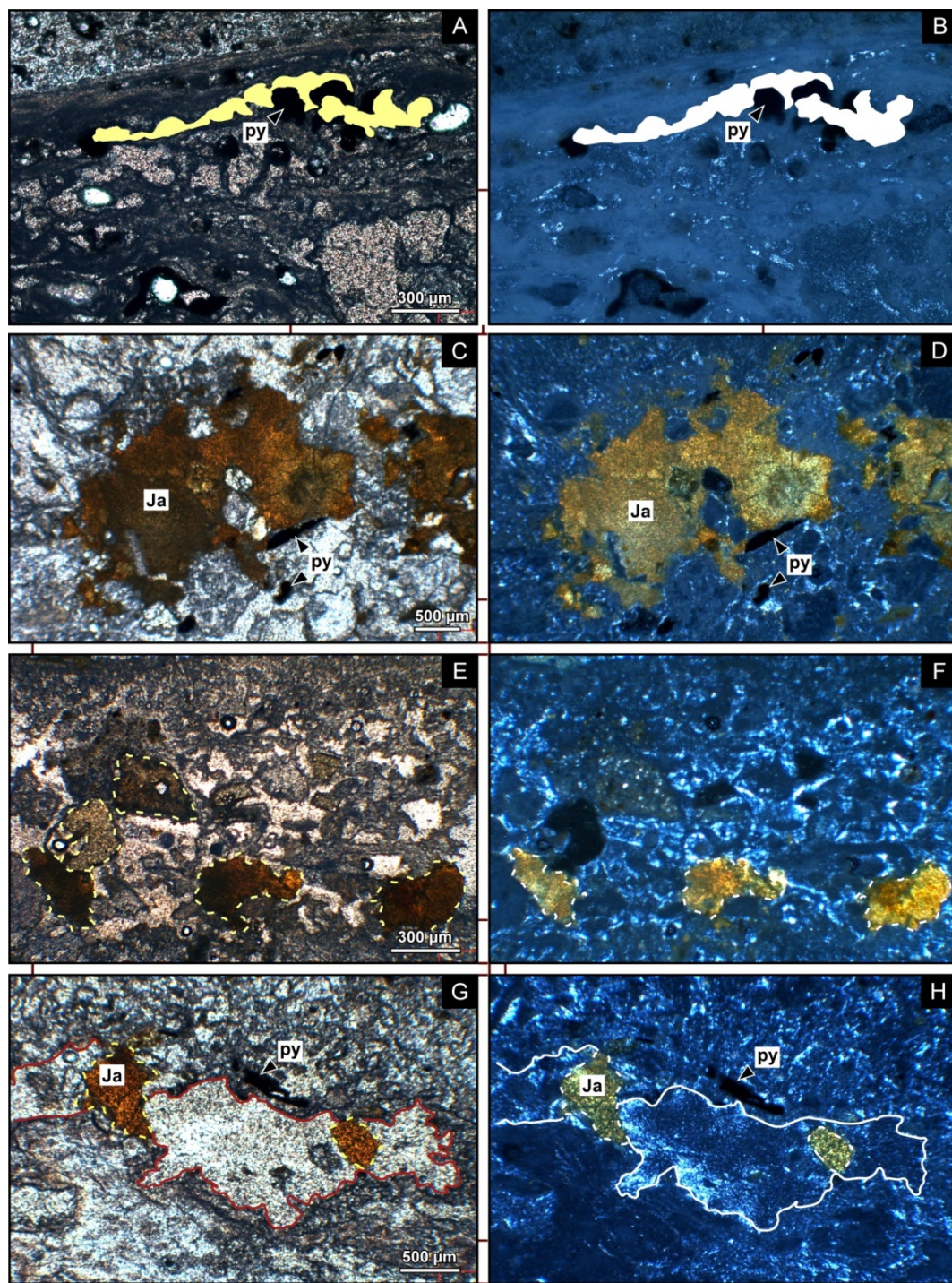


Figura 41. Fotografías al microscopio petrográfico mostrando las relaciones geométricas de los minerales autigénicos. **A-B.** Cristales subidiomorfos de pirita recortando (es decir, posterior a) los procesos de silificación (poro coloreado). **C-D.** Cristales de jarosita idiomorfa incrustados por pirita. **E-F.** Mezcla de cristales subidiomorfos y clastos subredondeados de jarosita. **G-H.** Clastos polifásicos retrabajados con jarosita y pirita; A, C, E y G con luz paralela y B, D, F y H con luz polarizada.

Los procesos diagenéticos mencionados ocasionan inevitablemente la reducción de la porosidad original, tanto mediante el incremento de los espesores de las paredes microbianas como mediante el sellado (parcial en este caso) de los poros primarios y

secundarios (por fracturación) a partir de la precipitación de microesferas de ópalo-A y sílice botroidal, azufre nativo y sus derivados (jarosita y piritita).

5.2 Carácter episódico en los procesos de silicificación

La ubicación de nuevos pseudomorfos microbianos sobre las costras silicificadas previamente permite reconocer cierto carácter episódico en el desarrollo microbiano. La silicificación es un proceso polifásico que depende de la composición y propiedades físico-químicas de cada pulso fluvial, controlado por la actividad de las surgencias hidrotermales que lo alimentan. La entrada de aguas de alta temperatura, fuertemente silíceas y con pH fuertemente ácidos genera una permineralización y cementación rápida y grosera, con amplio desarrollo de cementos botroidales de ópalo de carácter destructivo. Sus superficies suelen ser reutilizadas como centros de nucleación de nuevos precipitados (sílice, jarosita o piritita) y de nuevas comunidades microbianas. Éstas pueden preservarse perfectamente si los fluidos que las permineralizan a continuación poseen temperaturas inferiores y pH menos ácidos. El resultado es sorprendente: costras que han destruido las texturas microbianas sirven como sustrato sobre el que se desarrollan y preservan nuevas comunidades microbianas perfectamente conservadas.

5.3 Estimación de la tasa de incrustación silícea

La [figura 42](#) ilustra gráficamente el concepto de diámetro de incrustación total (D_T) como la suma de la impregnación/permineralización más la incrustación externa multiplicada por 2 ($D_T = [(impregnación/permineralización) + incrustación externa] \times 2$) (Jones *et al.*, 1997a). El concepto D_T es introducido aquí para cuantificar de algún modo el espesor engrosado de un microorganismo tras su silicificación primaria. Aunque el esquema de la figura está asociado a los filamentos microbianos, es aplicable a la descripción de todas las formas microbianas encontradas.

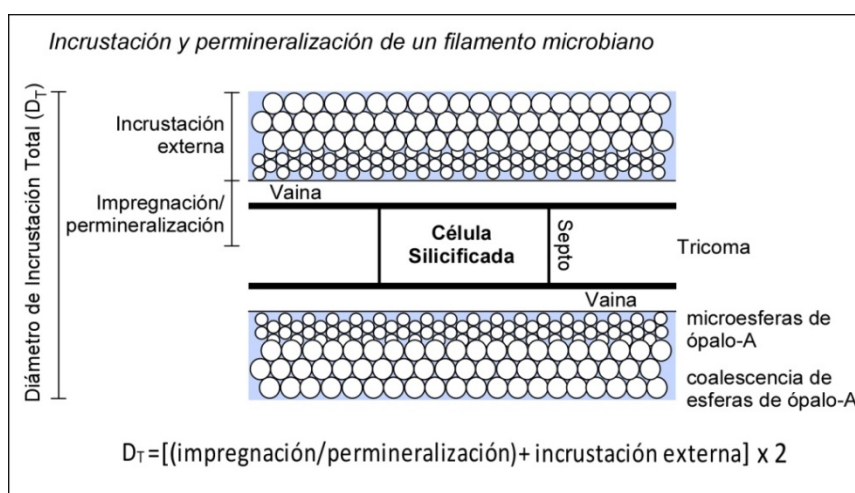


Figura 42. Ultraestructura de un filamento microbiano compuesto por una fila simple de células (tricoma), separadas por septos, envuelta por una pared celular mucilaginosa (vaina). Su permineralización por sobresaturación en sílice se realiza mediante precipitación en la superficie de esferas de ópalo-A (tomado Jones *et al.*, 1997a: fig. 3); D_T : diámetro de incrustación total.

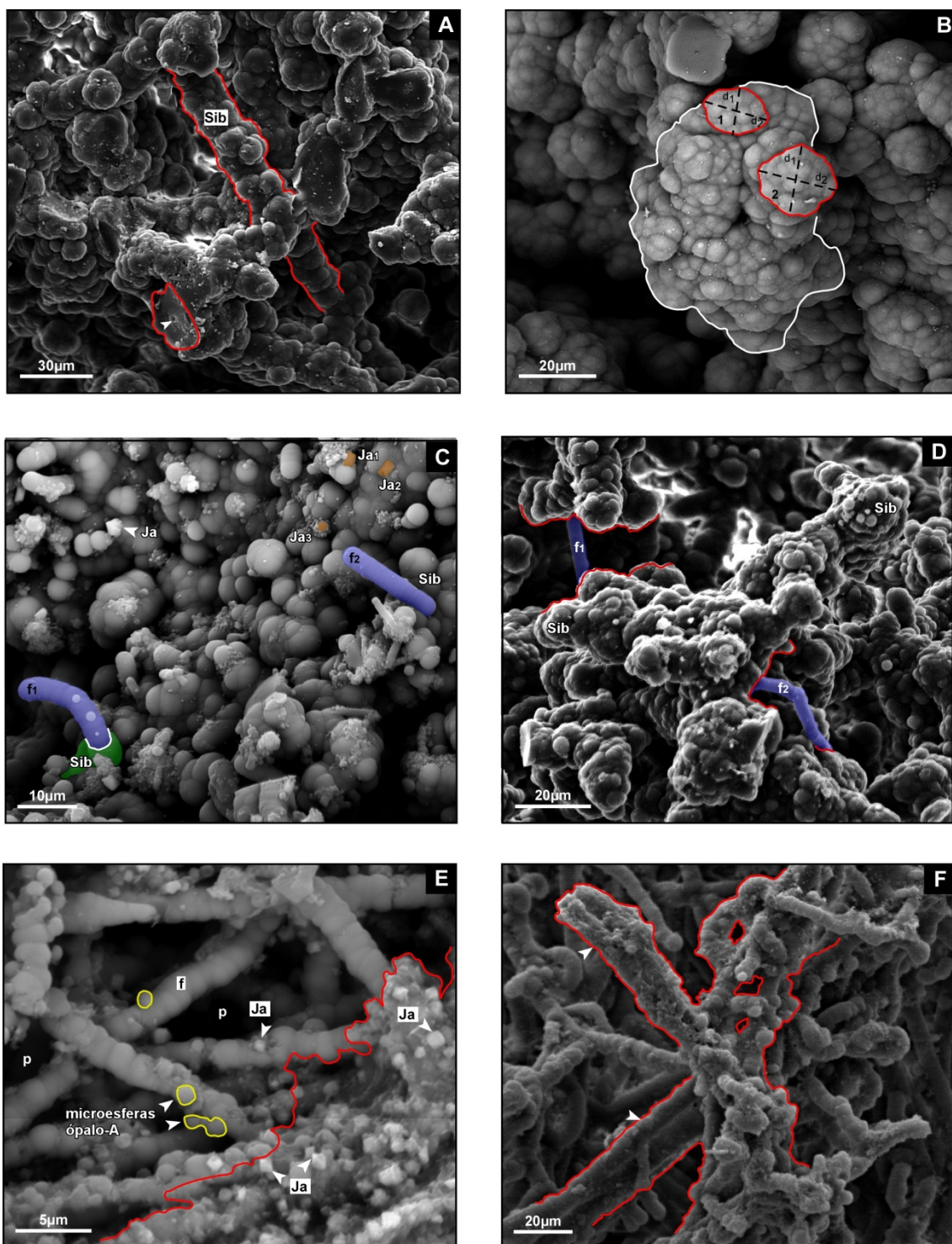


Figura 43. Fotografías tomadas con el MEB de texturas microbianas. **A-F.** Cementos botroidales de ópalo sellando parte de la porosidad (en B se muestra las medidas de los diámetros de los glomérulos botroidales cuantificados en el texto); ba- microbio bacteriomorfo, f- pseudomorfos filamentosos, Ja- jarosita, py-pirita, Sib- sílice (ópalo) botroidal.

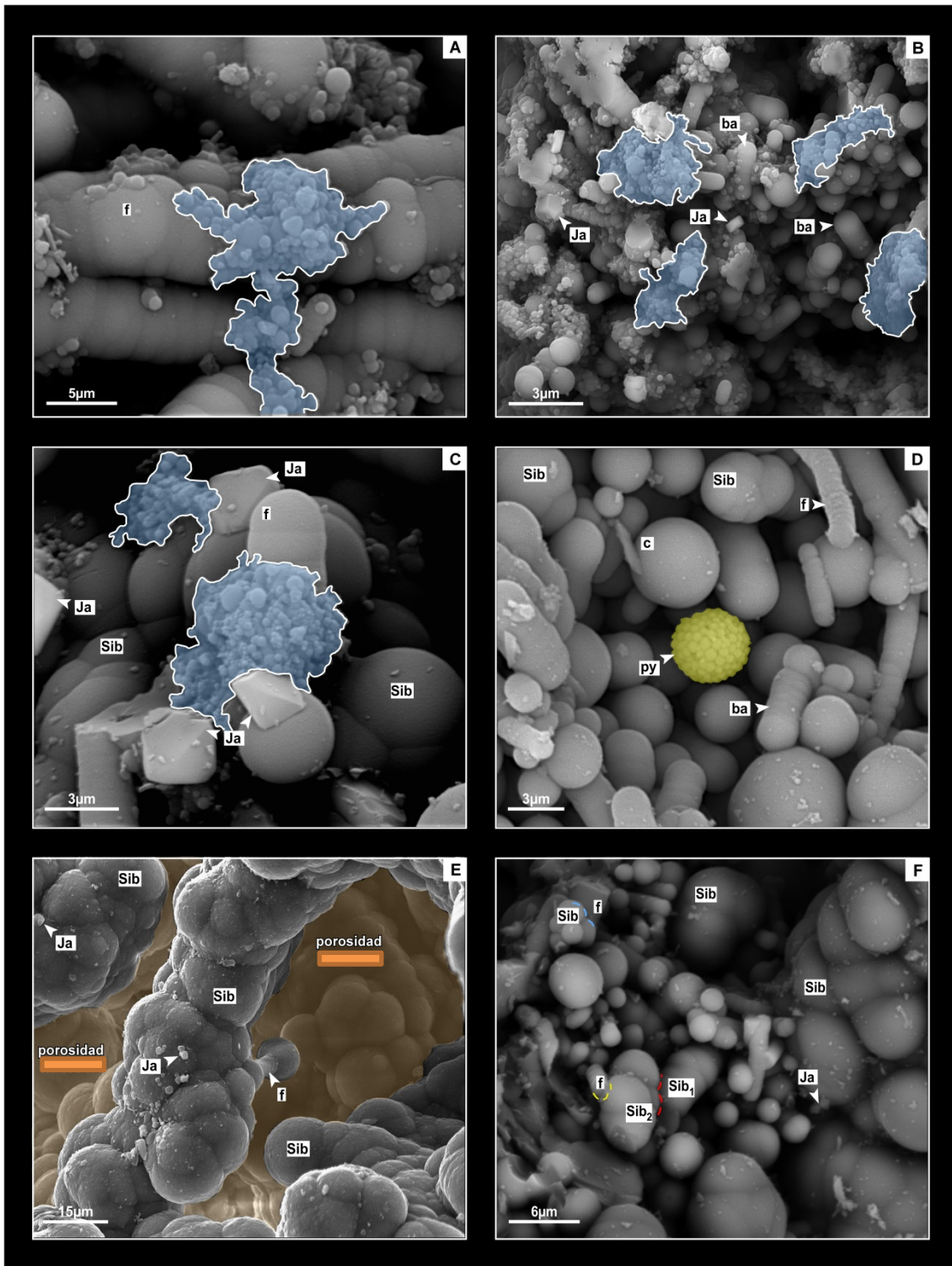


Figura 44. Fotografías tomadas con el MEB de texturas microbianas. **A-F.** Cementos botroidales de ópalo sellando parte de la porosidad, en algunos casos, recubriendo cristales autígenicos de jarosita (C); ba- microbio bacteriomorfo, f- pseudomorfo filamentoso, Ja- jarosita, py-pirita, Sib (1-2)- sílice (ópalo) botroidal.

El grosor o espesor de los filamentos no se mantiene constante. Los espesores engrosados, o los diámetros de incrustación total (D_T), se encuentran comprendidos entre 2 y 9 µm. Cuando el grado de coalescencia de las esferas de ópalo-A sobre la estructura microbiana es mayor, no se observan éstos.

Entre los bacteriomorfos y cocoides aparecen algunas formas filamentosas de pequeño desarrollo con una longitud máxima de 8 μm y un espesor o D_T que no excede las 2 μm (Fig. 43-F). Sobre las estructuras microbianas se produce la precipitación de costras irregulares de sílice botroidal (Figs. 43A-B, 44A-C, E-F), jarosita (Fig. 43B, 44B-C, E-F) o pirita framboidal (Fig. 44D). Véase una síntesis en la figura 45.

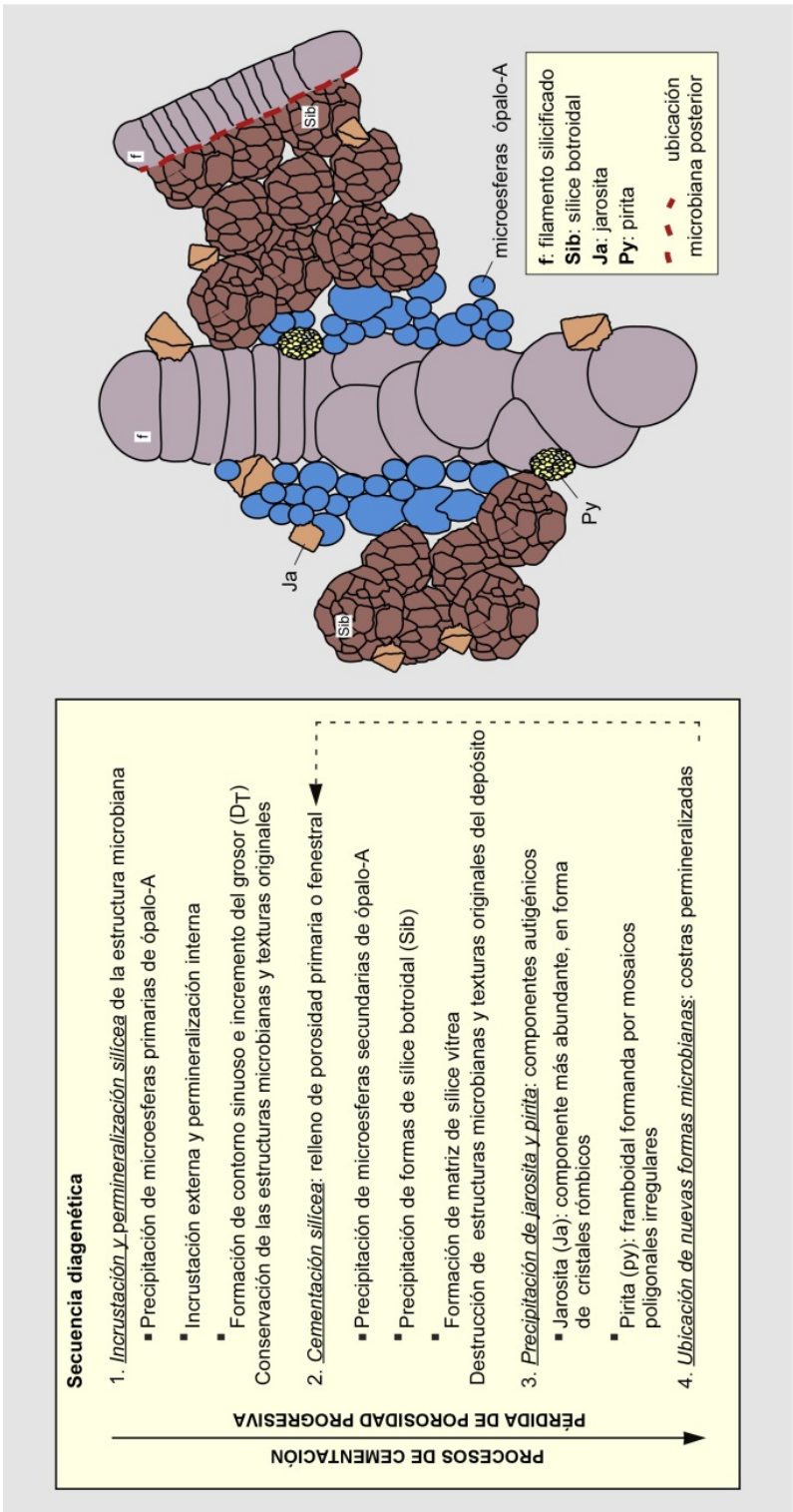


Figura 45. Síntesis de las secuencias diagenéticas observadas con el MEB.

6. Caracterización mediante CL del carácter polifásico de la silicificación

El espectro de catodoluminiscencia (CL) de las costras síliceas descritas aporta datos clave sobre el carácter polifásico de la silicificación. En los espectros adquiridos (Fig. 46A) se han reconocido las bandas de emisión de luminiscencia correspondiente a la sílice amorfa en longitudes de onda comprendidas entre los 200 y 800 nm, encuadradas en intensidades de hasta 14.000 u.a. Los valores de emisión identificados son 312, 416, 540 y 655 nm. El valor de 312 nm pertenece al espectro ultravioleta y no proporciona información útil. La longitud de onda de mayor intensidad, alrededor de 13.000 u.a., corresponde al valor de 416 nm dentro del espectro azul de longitud de onda corta (410-420 nm). Esta emisión es considerada propia de las soluciones de naturaleza hidrotermal (Götze, 2000; Götze *et al.*, 2001a,b; Boggs & Krinsley, 2006). La emisión de luminiscencia próxima a los 540 nm es tradicionalmente observable en la sílice amorfa producida por el fenómeno de recombinación radiactiva: en este fenómeno se produce la captura de un electrón libre generándose la emisión de un fotón de energía con la misma intensidad (Kalceff & Phillips, 1995; Götze *et al.*, 2001a,b). Asimismo, el valor de esta emisión podría deberse a la sustitución de Si por Ge en los tetraedros de sílice (Fig. 46B) (*Ge doped silica*, Götze *et al.*, 2001a,b). Este valor de luminiscencia alcanza una intensidad de 6.390 u.a. El último valor, 655 nm, está muy próximo a la banda de emisión estable del espectro naranja-rojo (620-650 nm) y representa la menor de las intensidades registradas en este análisis (4.500 u.a.). Los valores de luminiscencia pertenecientes a este intervalo pueden deberse (1) a la presencia de un enlace de oxígeno roto en los tetraedros de sílice creando un espacio vacante (NBOHC: *non-bridging oxygen hole center*), causado por la liberación de átomos de hidrógeno o de sodio o (2) al exceso de oxígeno en los tetraedros de sílice originándose puentes O-O (*peroxy linkage*) o radicales peróxidos (*peroxy radical*) (Götze *et al.*, 2001a,b).

La emisión de 416 nm relativa al espectro azul de longitud de onda corta, según otros estudios de permineralizaciones síliceas (Matysová *et al.*, 2008, 2010; Mencl *et al.*, 2009), se atribuye a la presencia de silicificaciones secundarias, por lo que el análisis espectral se complementa con los análisis de microscopía petrográfica y electrónica anteriormente descritos, indicando que al menos existen dos procesos de silicificación. Las emisiones relativas al espectro del rojo estable, en este caso concreto representado por el valor de 655 nm, indicarían masas síliceas primarias no destructivas.

Los tetraedros que conforman la estructura interna de la sílice amorfa no siguen una disposición geométrica que se repita en el espacio, como en el caso de la sílice cristalina, sino que se disponen de forma desordenada. En la figura 46B puede observarse un ejemplo de la estructura desordenada de la sílice amorfa en la que se representan los principales defectos cristalinos explicados y detectados con el análisis espectral: 1) *Ge doped silica*, 2) *non-bridging oxygen hole center* y 3) *peroxy linkage/radical*. Asimismo, existe un pequeño porcentaje de átomos de sílice sustituidos por átomos de carbono como representación del proceso de permineralización sílicea.

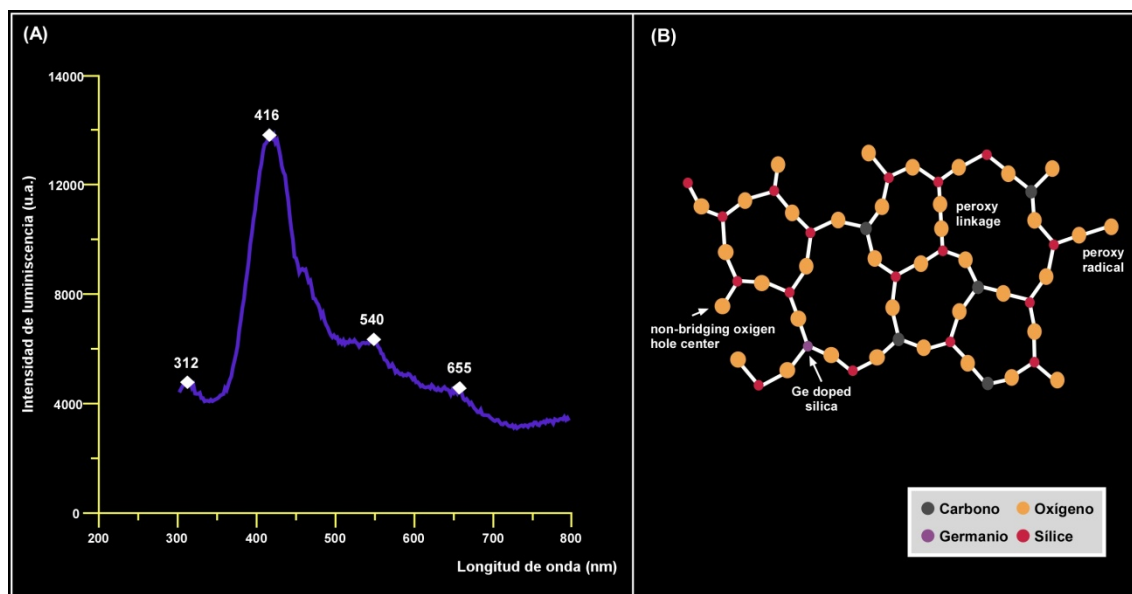


Figura 46. **A.** Espectro de emisión de catodoluminiscencia en la muestra KRI-2. Los picos de emisión estudiados son 312, 416, 540 y 655 nm. **B.** Estructura desordenada de sílice amorfa con sus principales defectos cristalinos detectados mediante el método de catodoluminiscencia: *Ge doped silica*, *non-bridging oxygen hole center*, *peroxy linkage/radical*; modificado de Götze (2000) y Götze et al. (2001a,b).

7. El medio geotermal lótico

En el área geotermal de Seltún, el sustrato fluvial y los tapices microbianos que lo incrustan conforman un ecosistema lótico. Las aguas de este arroyo son ricas en sílice aportada a partir de numerosas emanaciones termales que se sitúan en la parte superior del valle fluvial. De forma contemporánea al crecimiento microbiano se produce el aporte de material detrítico procedente del relieve circundante, que introduce fragmentos de roca y minerales típicamente volcánicos, como augita, jarosita, plagioclasa, arcillas, zeolitas y óxidos de hierro. La laminación de los *biofilms* está generada por la superposición de sucesivas variaciones en el contenido de materia orgánica. Se distinguen: (1) laminaciones con mayor concentración en materia orgánica, oscuras, formadas por una variedad morfológica microbiana mayor, donde destacan las formas esféricas (cocoidales), en bastón (bacteriomorfos) y, en menor proporción, a filamentos. Los porosidad situada entre la red microbiana es de menor tamaño por acumulación de diferentes formas microbianas; y (2) laminaciones más claras, con menor contenido en materia orgánica, formadas casi exclusivamente por filamentos microbianos bien desarrollados que, en algunas zonas localizadas, forman tapices laminados a escala submilimétrica. La porosidad de estas láminas suelen ser de mayor tamaño y son controlados por la organización 3D de los filamentos. Las diferencias en el contenido de materia orgánica parecen relacionadas con razones ambientales (Eh, pH, composición química del agua, etc.), tiempo de permanencia de la comunidad microbiana y menor grado de silicificación. La precipitación de jarosita (un sulfato) y pirita (un sulfuro), virtualmente coetánea, indica fluctuaciones significativas en el Eh y pH del medio, controlado directamente por las surgencias hidrotermales que alimentan la red de arroyos.

Las comunidades microbianas de Seltún han sufrido varios procesos de silicificación (Fig. 47). La sílice amorfa, de carácter hidrotermal, reemplaza la materia orgánica que forma las células microbianas, en algunos casos en vivo y no alcanzando su completa silicificación (Konhauser and Phoenix, 2001). La incrustación externa microbiana comienza a partir de las paredes extracelulares pasando a la permineralización intracelular de forma gradual. Durante este proceso, los niveles de carbono en las paredes microbianas disminuyen rápidamente llegando a reducirse a proporciones en torno al 8%, mientras que la sílice aumenta inversamente hasta valores próximos al 30%. Si el aporte de sílice continúa, se realizan procesos de cementación de la porosidad primaria, lo que conlleva el recubrimiento de la red microbiana permineralizada. Así, se hace imposible la identificación de cualquier textura original.

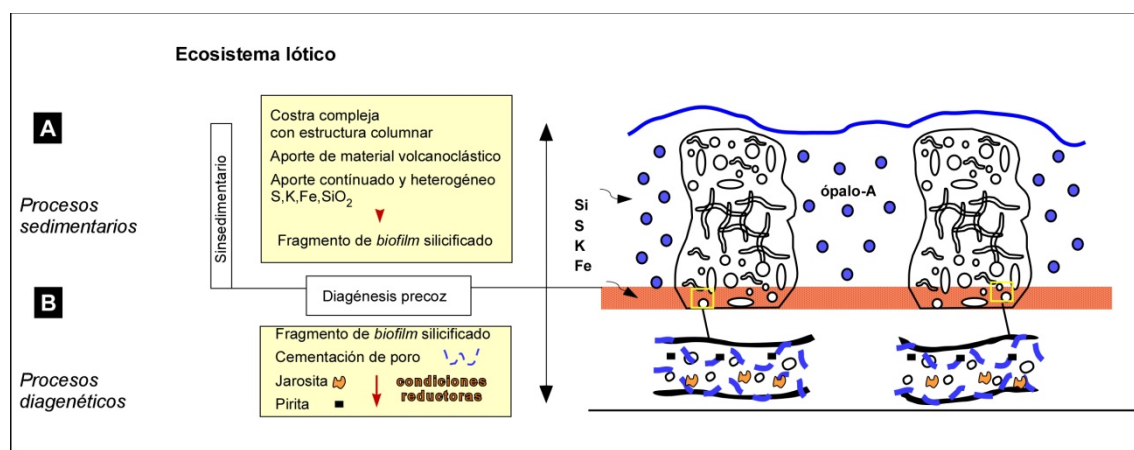


Figura 47. Cuadro resumen de los procesos sedimentarios y diagenéticos registrados en el ecosistema lótico del campo geotermal de Seltún.

La biomineralización silíceas por sí sola es un mecanismo eficaz que controla la preservación de tapices microbianos en ambientes geotermale modernos con aguas ligeramente ácidas sobresaturadas en sílice (e.g., Schultze-Lam *et al.*, 1995; Cady & Farmer, 1996; Konhauser & Ferris, 1996; Jones *et al.*, 2000, 2002, 2005; Fernández-Turiel *et al.*, 2005; Kyle *et al.*, 2007; Berelson *et al.*, 2011). La cementación silícea suele ocasionar la alteración morfológica de las texturas microbianas originales, dificultando su conservación tafonómica. En el ejemplo estudiado en Seltún, las texturas microbianas han quedado obliteradas por la precipitación de texturas botroidales formadas por la aglomeración de microesferas de ópalo-A, causa principal de la reducción de la porosidad original del depósito (Fig. 48).

Los fluidos hidrotermales aportan también, aunque en menor proporción, otros elementos químicos. La fluctuación en las concentraciones hidroquímicas en Fe, K y S controla la precipitación de minerales autigénicos, como la jarosita, la pirita y, en menor proporción, el azufre nativo. La transformación observada de jarosita a pirita indica la fluctuación de las condiciones redox y pH en los fluidos, principalmente hacia condiciones más reductoras, probablemente como consecuencia de la descomposición de la propia materia microbiana (Sánchez-España *et al.*, 2005).

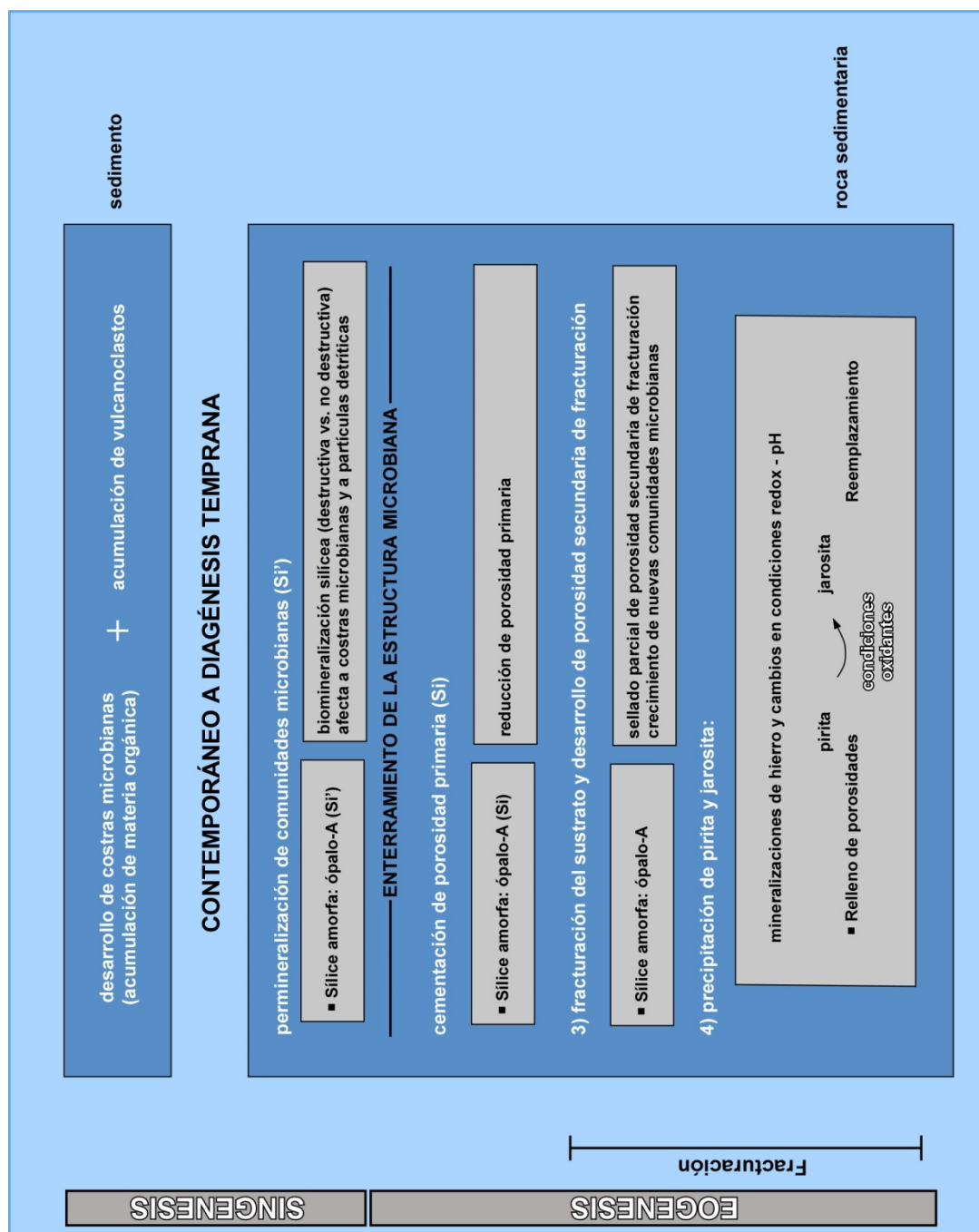


Figura 48. Resumen de los procesos sedimentarios y diagenéticos registrados en el sustrato fluvial del campo geotermal de Seltún.

CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES

En los capítulos anteriores se ha presentado el estudio de dos medios vulcanosedimentarios que han registrado el desarrollo y la silicificación de comunidades microbianas.

1. El primero, de edad ediacárica, se localiza en la caldera volcánica de Oued Dar'a (macizo del Saghro, Anti-Atlas, Marruecos). Representa la influencia de una actividad microbiana que indujo la precipitación de calcita (oncolitos, estromatolitos y biohermos microbianos) en paleodepresiones aluviales, fluviales y lacustres. El medio geodinámico se relaciona con el final de la Orogenia Pan-Africana y el desarrollo de orografías continentales, erosionadas bajo condiciones semiáridas. La actividad hidrotermal es contemporánea a la sedimentación terrígena y bioprecipitación carbonatada, registrándose a favor de fracturas y fisuras que cortan las depresiones lacustres. Se han distinguido dos procesos de silicificación generados: (a) a partir de la escorrentía superficial de aguas cargadas ligeramente en sílice, cuyo contenido fluctúa controlado por la alteración superficial del sustrato vulcanosedimentario; y (b) por la circulación de fluidos ácidos (con temperaturas cercanas a los 100°C) a través de las fracturas citadas, que favorecieron la disolución parcial de los carbonatos y la precipitación de un amplio espectro de texturas y fábricas de cuarzo y calcedonia. La primera silicificación no es destructiva, pero es localmente afectada por la silicificación hidrotermal, muy destructiva, que ha eliminado cualquier resto de textura microbiana original. Ésta se ha preservado parcialmente en el carbonato original, que ha sufrido todo tipo de reemplazamientos (principalmente dolomitización) y alteraciones (sobre todo, de sus componentes vulcanoclásticos) posteriores.

2. El segundo se sitúa en el campo geotermal de Seltún (valle de Krisuvik, Islandia). Representa un medio fluvial con desarrollo episódico de costras microbianas tapizando el sustrato. El clima es subpolar y el aporte hidrotermal se realiza en superficie y a través de la permeabilidad natural de las costras. No se reconoce ningún tipo de producción carbonatada original. El sedimento recogido en un meandro abandonado ha permitido reconocer una alternancia en el desarrollo de texturas microbianas, fácilmente reconocible por el claroscuro de sus laminaciones. Las laminaciones milimétricas claras poseen una porosidad de crecimiento microbiano (a escala μm) y fenestral (a escala mm) abundante y bien desarrollada, que ocupa el espacio vacío entre redes 3D, donde predominan los filamentos microbianos y, en menor proporción, las asociaciones con textura botroidal. Las laminaciones más oscuras, de mayor contenido en materia orgánica, poseen una porosidad menos desarrollada, debido a la aglomeración más compacta de formas botroidales (esféricas o cocoidales y bacteriomorfas) y menor desarrollo de formas filamentosas. Se han reconocido dos fases de silicificación: (a) la incrustación y permineralización de las unidades microbianas (ahora pseudomorfas) y (b) la cementación de la porosidad. La primera, si se realiza a partir de fluidos de temperaturas bajas y pH débilmente ácidos, puede generar una preservación excepcional de la textura microbiana, que podríamos

calificar de *Konservat Lagerstätte*. La influencia de fluidos muy ácidos y de altas temperaturas, sin embargo, suele generar la precipitación de costras más groseras, principalmente en forma de asociaciones botroidales, tanto en la superficie microbiana como colmatando la porosidad primaria. Aunque este proceso de silicificación es de tipo destructivo, la nueva costra silíceea de ópalo-A puede actuar como sustrato, sobre el que pueden incrustarse nuevas comunidades microbianas, que pueden preservarse de forma óptima bajo condiciones físico-químicas adecuadas. La fluctuación de los pulsos hidrotermales (cada uno con su composición química y condiciones Eh-pH particulares) condiciona directamente el desarrollo y preservación de las comunidades microbianas, así como la precipitación de jarosita y pirita, minerales de gran interés astrobiológico.

Las analogías y diferencias de las dos calderas estudiadas se resumen en la Tabla 5, donde se comparan factores comunes como sus condiciones geodinámicas, clima, morfología de la cuenca de sus medios lacustres y fluviales, contacto basal de los depósitos, tipo de relleno, productividad carbonatada, disposición de las comunidades microbianas, porosidades primaria y secundaria, así como la formación y herencia de fracturación sinsedimentaria, influencia de la sílice y dolomita en las texturas, grado de conservación de pseudomorfos microbianos, caracteres hidrotermales, composición de la matriz, etc.

Es innegable el efecto destructivo de la recristalización del ópalo-A a todo tipo de mosaicos de calcedonia y cuarzo que se genera durante la diagénesis de cualquier sedimento. Sin embargo, las condiciones de partida para la conservación de texturas microbianas delicadas y frágiles precisa de un control físico-químico original preciso. Fluidos muy ácidos obliteran las texturas microbianas a partir de sus incrustaciones botroidales groseras. En áreas subtropicales con productividad carbonatada asociada, estos fluidos disuelven parte del encajante calcáreo microbiano original, empeorando las condiciones tafonómicas favorables a la conservación de texturas microbianas. Las condiciones físico-químicas originales precisan de fluidos de baja temperatura y pH cercanos a condiciones neutras, lo que elimina cualquier medio vulcanosedimentario con yacimientos hidrotermales de alta temperatura, la mayoría relacionados con la presencia de sulfuros de metales de interés económico.

La morfología macroscópica de los tapices, estromatolitos y arrecifes estromatolíticos no es argumento suficiente para deducir su origen microbiano. A falta de datos isotópicos y biomarcadores adecuados se precisa de un análisis pluridisciplinar que permita reconocer microtexturas genuinamente microbianas que no hayan sido obliteradas por procesos diagenéticos e hidrotermales. Esta tesis representa una aproximación microscópica y analítica para resolver este reto.

	Oued Dar'a, macizo del Saghro, Anti-Atlas oriental, Marruecos			campo geotermal de Seltún, Krísuvík, Islandia		
edad	Ediácarico terminal			actual		
geodinámica	subducción fini-cadomiense (dominio compresivo)			dorsal atlántica (dominio extensivo)		
clima	subtropical árido			subpolar		
cuenca	caldera subrectangular, con orientación NE-SW y longitud ~ 15 km			graben subrectangular, NE-SW y ~ 40 km		
medios ambiente	con grábenes y semi-grábenes internos			surgenia muestreada sobre falla normal sudoccidental		
	(1) semi-graben relleno con depósitos aluviales y fluviales			(4) lecho fluvial en meandro abandonado (lótico)		
	(2) graben colapsado					
	(3) lago protegido por coladas andesíticas					
contacto basal	(1) y (2) discordancia angular, (3) paraconformidad			contacto erosivo sobre escoria freatomagmática		
relleno	(1) conglomerados, areniscas y oncolitos			litoarenas episódicamente incrustadas por tapices microbianos		
	(2) biohermo estromatolítico (núcleo + flancos)					
	(3) biohermos y biostromos estromatolíticos					
productividad carbonatada	sí, de tipo microbiano			no		
columnas microbianas	de hasta 1.8 m de altura			de hasta 2 cm de altura		
porosidad primaria	vacuolas gaseosas de escoria volcánica			interparticular entre litoclastos		
	fenestral en estromatolitos			"microbial framework" a fenestral en tapices microbianos		
fracturación sinsedimentaria	interparticular en flancos de bioconstrucciones					
porosidad secundaria	sí, de gran influencia			sí, aunque testimonial		
silíce	por fracturación y disolución			por fracturación menor (ausencia de disolución)		
	Si1: reemplazamiento de oncolitos + relleno porosidad primaria			Si: incrustación y permineralización		
	Si2: cementación de porosidad secundaria			Si: cementación de porosidad primaria (contemporánea)		
dolomitización	cuarzo micro-macrocristalino y calcedonia			ópalo-A		
pseudomorfos microbianos	tardía en (3)			no		
	sólo laminación milimétrica original			filamentos y cocoides (ph ~ 7 y aguas templadas)		
caracteres hidrotermales				agregados framboidales (ph<7 y agua caliente)		
	precipitados: rutilo, calcedonia (T~100°C)			precipitados: pirita, azufre natural, jarosita		
	pseudomorfos cristalinos de Q en CL					
texturas	mosaico (drúsico), botroidal - roseta, fibroso, (sub)anhedral			asociaciones botroidales de ópalo		
matriz	ilita, sericita y zeolitas (gismundina y mordenita)			caolinita, montmorillonita y zeolitas (filipsita)		
olivino	alterado a ilita, zeolita y clorita			omnipresente		
feldespato	alterado a epidota, albita y zeolita			omnipresente		

Tabla 5. Cuadro resumen de las analogías y diferencias de las dos calderas estudiadas en este trabajo.

CAPÍTULO 7

REFERENCIAS

- Acero Salazar, P., Mateo González, E., Lucha López, P., 2013. Rocas bajo el microscopio: acercamiento al estudio en lámina delgada de minerales y rocas. *Revista Eureka sobre Enseñanza y Divulgación de las Ciencias* 10, 1-438.
- Adams, S.F., 1920. A microscopic study of vein quartz. *Economic Geology* 15, 623-664.
- Africano, F., Bernard, A., 2000. Acid alteration in the fumarolic environment of Usu volcano, Hokkaido, Japan. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 97, 475-495.
- Álvaro, J.J., Ezzouhairi, H., Ait Ayad, N., Charif, A., Solá, R., Ribeiro, M.L., 2010. Alkaline lake systems with stromatolitic shorelines in the Ediacaran volcanosedimentary Ouarzazate Supergroup, Anti-Atlas, Morocco. *Precambrian Research* 179, 22-36.
- Álvaro, J.J., Benziane, F., Thomas, R., Walsh, G.J., Yazidi, A., 2014. Neoproterozoic-Cambrian stratigraphic framework of the Anti-Atlas and Ouzellagh promontory (High Atlas), Morocco. *Journal of African Earth Sciences* 98, 19-33.
- Arp, G., Thiel, V., Reimer, A., Michaelis, W., Reitner, J., 1999. Biofilm exopolymers control microbialite formation at thermal springs discharging into the alkaline Pyramid Lake, Nevada, USA. *Sedimentary Geology* 126, 159-176.
- Awramik, S., Barghoorn, E.S., 1977. The Gunflint microbiota. *Precambrian Research* 5, 121-142.
- Banfield, J.F., Nealson, K.H. (eds.), 1997. *Geomicrobiology: Interactions Between Microbes and Minerals*. Reviews in Mineralogy 35 (The Mineralogical Society of America, Washington DC), 488 p.
- Barghoorn, E.S., Tyler, S.A., 1965. Microorganisms from the Gunflint chert. *Science* 147, 563-577.
- Bartley, J.K., 1996. Actualistic taphonomy of cyanobacteria: implications for the Precambrian fossil record. *Palaios* 11, 571-586.
- Behr, H.J., Röhrlich, C., 2000. Record of seismotectonic events in siliceous cyanobacterial sediments (Magadi cherts), Lake Magadi, Kenya. *International Journal of Earth Sciences* 89, 268-283.
- Benzerara, S.T., Menguy, N., López-García, P., Yoon, T.H., Kazmierczak, J., Tylistczak, T., Guyot, F., Brown, E.J., Jr., 2006. Nanoscale detection of organic signatures in carbonate microbialites. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103, 9440-9445.
- Benziane, F., 2007. Lithostratigraphie et évolution géodynamique de l'Anti-Atlas (Maroc) du Paléoprotérozoïque au Néoprotérozoïque; exemples de la boutonnière de Tagrara et Tata et du Jbel Saghro. PhD Université de Savoie, France.
- Berelson, W.M., Corsetti, F.A., Pepe-Ranney, C., Hammond, D.R., Beaumont, W., Spear, J.R., 2011. Hot spring siliceous stromatolites from Yellowstone National Park: Assessing growth rate and laminae formation. *Geobiology* 9, 411-424.
- Boggs, S.Jr., Krinsley, D., 2006. *Applications of Cathodoluminescence Imaging to the Study of Sedimentary Rocks*. Cambridge ed., New York, 165 p.

- Bout-Roumazeilles, V., Cortijo, E., Labeyrie, L., Debrabant, P., 1999. Clay mineral evidence of nepheloid layer contributions to the Heinrich layers in the northwest Atlantic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology* 146, 211-228.
- Brasier, M.D., Green, O.R., Jephcoat, A.P., Kleppe, A.K., Van Kranendonk, M.J., Lindsay, J.F., Steele, A., Grassineau, N.V., 2002. Questioning the evidence for Earth's oldest fossils. *Nature* 247, 76-81.
- Braunstein, D., Lowe, D.R., 2001. Relationship between spring and geyser activity and the deposition and morphology of high temperature ($>73^{\circ}\text{C}$) siliceous sinter, Yellowstone National Park, Wyoming, USA. *Journal of Sedimentary Research* 71, 747-763.
- Briggs, D.E.G., 2003. The role of biofilms in the fossilization of non-biomineralized tissues. In: *Fossil and Recent Biofilms* (Krumbein, W.E., ed.), Springer, Dordrecht, 281-298.
- Brindley, G.W., Brown, G., 1980. Crystal structures of clay minerals and their X-ray identification. Mineralogical Society, London. Petschick.
- Butterfield, N.J., 2003. Exceptional fossil preservation and the Cambrian explosion. *Integrative and Comparative Biology* 43, 166-177.
- Cady, S.L., Farmer, J.D., 1996. Fossilization processes in siliceous thermal springs: trends in preservation along thermal gradients. In: *Evolution of Hydrothermal Ecosystems on Earth (and Mars?)*, Ciba Foundation Symposium 202 (Bock, G.R., Goode, J.A., eds.). John Wiley and Sons, Chichester, 150-173.
- Choubert, G., Faure-Muret, A., 1970. Livret-guide de l'excursion Anti-Atlas occidental et central. Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc 299, 1-259.
- Demoustier, A., Castroviejo, R., 1997. Fluid inclusion characterization of the Carneros epithermal ores (Cabo de Gata, Almería, SE Spain): preliminary results. *European Current Research on Fluid Inclusions. Biennial Symposium*, 82-83.
- Dong, G., Morrison, G., Jaireth, S., 1995. Quartz textures in epithermal veins, Queensland; classification, origin and implication. *Economic Geology* 90, 1841-1856.
- El Baghdadi, M., El Boukhari, A., Joulдер, A., Benyoucef, A., Nadem, S., 2003. Calcalkaline arc I-type granitoid associated with S-type granite in the Pan-African belt of Eastern Anti-Atlas (Saghro and Ougnat, South Morocco). *Gondwana Research* 6, 557-572.
- El-Kammar, A., Melegy, A., Ghadir, M., 2015. Mineralogical and geochemical characterization of natural zeolites from southwest Syria. *Arabian Journal of Geosciences* 8, 4589-4601.
- Eugster, H.P., 1967. Hydrous sodium silicates from Lake Magadi, Kenya: precursors of bedded chert. *Science* 157, 1177-1180.
- Fernández-Turiel, J.L., García-Valles, M., Gimeno-Torrente, D., Saavedra-Alonso, J., Martínez-Manent, S., 2005. The hot spring and geyser sinters of El Tatio, Northern Chile. *Sedimentary Geology* 180, 125-147.
- Francis, S., Barghoorn, E.S., Margulis, L., 1978. On the experimental silicification of microorganisms. III. Implications of the preservation of the green prokaryotic alga *Prochloron* and other coccoids for interpretation of the microbial fossil record. *Precambrian Research* 7, 377-383.

- Fultz, B., Howe, J., 2013. Diffraction and the X-ray powder diffractometer. In: Transmission Electron Microscopy and Diffractometry of Materials. Springer Berlin Heidelberg.
- Gasquet, D., Levresse, G., Cheilletz, A., Rachid Azizi-Samiz, M., Mouttaqi, A., 2005. Contribution to a geodynamic reconstruction of the Anti-Atlas (Morocco) during Pan-African times with the emphasis on inversion tectonics and metallogenic activity at the Precambrian-Cambrian transition. *Precambrian Research* 140, 157-182.
- Gasquet, D., Ennih, N., Liégeois, J.P., Soulaïmani, A., Michard, A., 2008. The Pan-African Belt. In: Continental Evolution: The Geology of Morocco. Structure, Stratigraphy, and Tectonics of the African-Atlantic-Mediterranean Triple Junction (Michard, A., Chalouan, A., Saddiqi, O., Frizon de Lamotte, D., eds.). Lectures and Notes in Earth Sciences 116, 33-64. Springer Verlag, Berlin.
- Gibbs, S.J., Bown, P.R., Ridgwell, A., Young, J.R., Poulton, A.J., O'Dea, S.A., 2016. Ocean warming, not acidification, controlled coccolithophore response during past greenhouse climate change. *Geology* 44, 59-62.
- Golubic, S., Knoll, A.H., 1993. Fossil prokaryotes. In: Fossil Prokaryotes and Protists (Lipps, J.H., ed.). Blackwell Scientific, Oxford, 51-76.
- Götze, J., 2000. Cathodoluminescence Microscopy and Spectroscopy in Applied Mineralogy. Freiberg TU Bergakademie C485, 128 p.
- Götze, J., Hildebrandt, H., Heimann, R.B., 2001a. Charakterisierung des in vivo Resorptionsverhaltens von plasmagespritzten Hydroxylapatit-Schichten. *Biomaterialien* 2, 54-60.
- Götze, J., Plötze, M., Habermann, D., 2001b. Origin, spectral characteristics and practical applications of the cathodoluminescence (CL) of quartz: a review. *Mineralogical Petrology* 71, 225-250.
- Guinebretière, R., 2013. X-ray diffraction by polycrystalline materials. John Wiley and Sons, Chichester.
- Gunnarsson, I., Arnórsson, S., 2000. Amorphous silica solubility and the thermodynamics properties of $\text{H}_4\text{SiO}_4^\circ$ in the range of 0° to 350°C at P_{sat} . *Geochimica et Cosmochimica Acta* 64, 2295-2307.
- Hall, A., 1998. Zeolitization of volcanoclastic sediments: the role of temperature and pH. *Journal of Sedimentary Research* 68, 739-745.
- Hall, A., 2000. Large eruptions and large zeolite deposits. In: Colella, C., Mumpton, F.A. (eds.), *Natural Zeolites for the Third Millennium*. De Frede ed., Napoli, Italy, 161-176.
- Handley, K.M., Campbell, K.A., Mountain, B.W., Browne, P.R.L., 2005. Abiotic-biotic controls on the origin and development of spicular sinter: in situ growth experiments, Champagne Pool, Waiotapu, New Zealand. *Geobiology* 3, 93-114.
- Handley, K.M., Turner, S.J., Campbell, K.A., Mountain, B.W., 2008. Silicifying biofilm exopolymers on a hot-spring microstromatolite: templating nanometer-thick laminae. *Astrobiology* 8, 747-770.
- Hardardóttir, V., Brown, K. L., Fridriksson, T., Hedenquist, J.W., Hannington, M.D., Thorhallsson, S., 2009. Metals in deep liquid of the Reykjanes geothermal system, southwest Iceland: Implications for the composition of seafloor black smoker fluids. *Geology* 37, 1103-1106.

- Harris, P.M.M., Ellis, J., Purkis, S.J., 2013. Assessing the extent of carbonate deposition in early rift settings. *AAPG Bulletin* 97, 27-60.
- Harrison, R.W., Yazidi, A., Benziene, F., Quick, J.E., El Fahssi, A., Stone, B.D., Yazidi, M., Saadane, A., Walsh, G.J., Aleinikoff, J.N., Ejjaouani, H., Kalai, M., 2008. Carte géologique au 1/50 000, Feuille Tizgui. Notes et Mémoires du Service géologique du Maroc 470, 1-131.
- Heaney, P.J., 1993. A proposed mechanism for the growth of chalcedony. *Contributions to Mineralogy and Petrology* 115, 66-74.
- Heaney, P.J., Davis, A.M., 1995. Observation and origin of self-organized textures in agates. *Science* 269, 1562-1565.
- Herdianita, N.R., Rodgers, K.A., Browne, P.R., 2000a. Routine instrumental procedures to characterise the mineralogy of modern and ancient silica sinters. *Geothermics* 29, 65-81.
- Herdianita, N.R., Browne, P.R.L., Rodgers, K.A., Campbell, K.A., 2000b. Mineralogical and textural changes accompanying ageing of silica sinter. *Mineralium Deposita* 35, 48-62.
- Hofmann, H.J., 1976. Precambrian microflora, Belcher Islands, Canada: significance and systematics. *Journal of Paleontology* 50, 1040-1073.
- Jóhannesson, H., Sæmundsson, K., 1998. Geological map of Iceland, 1:500 000. Tectonics, Iceland Institute of Natural History, Reikiavik.
- Jones, B., Renaut, R.W., Rosen, M.R., 1997a. Vertical zonation of biota in microstromatolites associated with hot springs, North Island, New Zealand. *Palaaios* 12, 220-236.
- Jones, B., Renaut, R. W., Rosen, M. R., 1997b. Biogenicity of silica precipitation around geysers and hot-spring vents, North Island, New Zealand. *Journal of Sedimentary Research* 67, 88-104.
- Jones, B., Renaut, R.W., Rosen, M.R., 2000. Stromatolites forming in acidic hot-spring waters, North Island, New Zealand. *Palaaios* 15, 450-475.
- Jones, B., Renaut, R.W., Rosen, M.R., 2001. Taphonomy of silicified filamentous microbes in modern geothermal sinters – implications for identification. *Palaaios* 16, 580-592.
- Jones, B., Renaut, R.W., Rosen, M.R., Ansdell, K.M., 2002. Coniform stromatolites from geothermal systems, North Island, New Zealand. *Palaaios* 17, 84-103.
- Jones, B., Renaut, R.W., Rosen, M.R., 2003. Silicified microbes in a geyser mound: The enigma of low-temperature cyanobacteria in a high-temperature setting. *Palaaios* 18, 87-109,
- Jones, B., Renaut, R.W., Rosen, M.R., 2004. Taxonomic fidelity of silicified microbes from hot spring systems in the Taupo Volcanic Zone, North Island, New Zealand. *Philosophical Transactions of the Royal Society of Edinbrugh (Earth Sciences)* 94, 475-484.
- Jones, B., Renaut, R.W., Konhauser, K.O., 2005. Genesis of large siliceous stromatolites at Frying Pan Lake, Waimangu geothermal field, North Island, New Zealand. *Sedimentology* 52, 1229-1252.
- Kalceff, M.A.S., Phillips, M.R., 1995. Cathodoluminescence microcharacterization of the defect structure of quartz. *Physical Review B*, 52 (5), 3122-3134.

- Kazmierczak, J., Kempe, S., 2004. Microbialite formation in seawater of increased alkalinity, Satonda Crater Lake, Indonesia: discussion. *Journal of Sedimentary Research* 74, 314-317.
- Kazmierczak, J., Kempe, S., 2006. Genuine modern analogues of Precambrian stromatolites from caldera lakes of Niuafu'ou, Tonga. *Naturwissenschaften* 93, 119-126.
- Kazmierczak, J., Kremer, B., 2002. Thermal alteration of the Earth's oldest fossils. *Nature* 420, 477-478.
- Kazmierczak, J., Kremer, B., 2009a. Thermally altered Silurian cyanobacterial mats: a key to Earth's oldest fossils. *Astrobiology* 9, 731-743.
- Kazmierczak, J., Kremer, B., 2009b. Spore-like bodies in early Paleozoic acritarchs: clues to chlorococcalean affinities. *Acta Palaeontologica Polonica* 54, 541-555.
- Kazmierczak, J., Kempe, S., Altermann, W., 2004. Microbial origin of Precambrian carbonates: lessons from modern analogues. In: Eriksson, P.G., Altermann, W., Nelson, D.R., Mueller, W., Catuneanu, O. (eds.), *The Precambrian Earth: Tempos and Events Developments in Precambrian Geology*. Elsevier; Amsterdam, 545-563.
- Kazmierczak, J., Kempe, S., Kremer, B., López-García, P., Moreira, D., Tavera, R., 2011. Hydrochemistry and microbialites of the alkaline crater Lake Alchichica, Mexico. *Facies* 57, 543-570.
- Kempe, S., Kazmierczak, J., 2012. Terrestrial analogues for early planetary oceans: Niuafu'ou caldera lakes (Tonga) and their geology, water chemistry and stromatolites. In: Hanselmeier, A., Kempe, S., Seckbach, J. (ed.), *Life on Earth and Other Planetary Bodies*. Springer; Dordrecht.
- Keren, R., Lavy, A., Mayzel, B., Ilan, M., 2015. Culturable associated-bacteria of the sponge *Theonella swinhoei* show tolerance to high arsenic concentrations. *Frontiers in Microbiology* 6, 154.
- Knoll, A.H., Xiao, S., 2003. Precambrian Lagerstätten. In: *Palaeobiology II* (Briggs, D.E.G., Crowther, P.R., eds.), Blackwell Publishing, Oxford, 332-337.
- Konhauser, K.O., 2007. *Introduction to Geomicrobiology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Konhauser, K.O., Ferris, F.G., 1996. Diversity of iron and silica precipitation by microbial mats in hydrothermal waters, Iceland: implications for Precambrian iron formations. *Geology* 24, 323-326.
- Konhauser, K., Phoenix, V., 2001. Microbial-silica interactions in Icelandic hot spring sinter: possible analogies for some Precambrian siliceous stromatolites. *Sedimentology* 48, 415-433.
- Konhauser, K.O., Riding, R., 2012. Bacterial biomineralization. In: *Fundamentals in Geobiology* (Knoll, A.H., Canfield, D.E., Konhauser, K.O., eds.). Wiley-Blackwell, Oxford, 105-130.
- Konhauser K.O., Phoenix V.R., Bottrell S.H., Adams D.G., Head I.M., 2001. Microbial-silica interactions in Icelandic hot spring sinter: possible analogues for some Precambrian siliceous stromatolites. *Sedimentology* 48, 415-433.
- Krainer, K., Spötl, C., 1998. Abiogenic silica layers within a fluvio-lacustrine succession, Bolzano Volcanic Complex, northern Italy: a Permian analogue for Magadi-type cherts?. *Sedimentology* 45, 489-505.

- Kremer, B., 2006. Mat-forming coccoid cyanobacteria from early Silurian marine deposits of Sudetes, Poland. *Acta Palaeontologica Polonica* 51, 143-154.
- Kremer, B., Bauer, M., Stark, R.W., Gast, N., Altermann, W., Gursky, H.J., Heckl, W.M., Kazmierczak, J., 2012. Laser-Raman and atomic force microscopy assessment of the chlorococcalean affinity of problematic microfossils. *Journal of Raman Spectroscopy* 43, 32-39.
- Krings, M., Kerp, H., Hass, H., Taylor, T.N., Dotzler, N., 2007. A filamentous cyanobacterium showing structured colonial growth from the Early Devonian Rhynie chert. *Review of Palaeobotany and Palynology* 146, 265-276.
- Kyle J.E., Schroeder P.A., Wiegel J., 2007. Microbial silicification in sinters from two terrestrial hot springs in the Uzon Caldera, Kamchatka, Russia. *Geomicrobiological Journal* 24, 627-641.
- Li, J.J., Benzerara, K., Bernard, S., Beyssac, O., 2013. The link between biomineralization and fossilization of bacteria: Insights from field and experimental studies. *Chemical Geology* 359, 49-69.
- Lowenstam, H.A., 1981. Minerals formed by organisms. *Science* 211, 1126-1131.
- Lynne, B.Y., Campbell, K.A., 2003. Diagenetic transformations (opal-A to quartz) of low- and mid-temperature microbial textures in siliceous hot-spring deposits, Taupo Volcanic Zone, New Zealand. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40, 1679-1696.
- Lynne, B.Y., Campbell, K.A., James, B., Browne, P.R.L., Moore, J., 2006. Siliceous sinter diagenesis: order among the randomness. *Proceedings of the 28th New Zealand Geothermal Workshop*.
- Ma, L., Lowenstein, T.K., & Russell, J.M., 2011. A brine evolution model and mineralogy of chemical sediments in a volcanic crater, Lake Kitagata, Uganda. *Aquatic Geochemistry*, 172, 129-140.
- MacIntyre, S., Melack, J.M., 1982. Meromixis in an equatorial African soda lake. *Limnology and Oceanography* 27, 595-609.
- Maliva, R.G., Knoll, A.H., Simonson, B.M., 2005. Secular change in the Precambrian silica cycle: insights from chert petrology. *Geological Society of America Bulletin* 117, 835-845.
- Malapitan, R.T., 1995. Borehole geology and hydrothermal alteration of well KR-9, Krýsuvík, SW-Iceland. Report 8 in *Geothermal Training in Iceland 1995*, UNU-GTP, Iceland, 185-206.
- Mann, H., 1983. Mineralization in biological systems. *Structural Bonding* 54, 125-174.
- Mann, H., 2001. *Biomineralization. Principles and Concepts in Bioinorganic Materials Chemistry*. Oxford Univ. Press.
- Matysová, P., Leichman, J., Grygar, T., Rössler, R., 2008. Cathodoluminescence of silicified trunks from the Permo-Carboniferous basins in eastern Bohemia, Czech Republic. *European Journal of Mineralogy* 20, 217-231.
- Matysová, P., Rössler, R., Götze, J., Leichman, J., Forbes, G., Taylor, E.L., Sakala, J., Grygar, T., 2010. Alluvial and volcanic pathways to silicified plant stems (Upper Carboniferous-Triassic) and their taphonomic and palaeoenvironmental meaning. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 292, 127-143.
- Mawejje, P., 2007. Geothermal exploration and geological mapping at Seltún in Krýsuvík geothermal field, Reykjanes Peninsula, SW-Iceland. Report 12, 257-276.

- McCall, J., 2010. Lake Bogoria, Kenya: hot and warm springs, geysers and Holocene stromatolites. *Earth-Science Reviews* 103, 71-79.
- Mencl, V., Matyssová, P., Sakala, J., 2009. Silicified wood from the Czech part of the Intra Sudetic Basin (Late Pennsylvanian, Bohemian Massif, Czech Republic): systematics, silicification and palaeoenvironment. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 252, 269-288.
- Michard, A., Hoepffner, C., Soulaïmani, A., Baidder, L., 2008. The Variscan belt. In: Michard, A., Saddiqi, O., Chalouan, A., Frizon de Lamotte, D. (eds.), *Continental Evolution: The Geology of Morocco. Lectures and Notes in Earth Sciences* 116, Springer, Berlin.
- Nassar, C.A.G., Salgado, L.T., Yoneshigue-Valentin, Y., Amado Filho, G.M., 2003. The effect of iron-ore particles on the metal content of the brown alga *Padina gymnospora* (Espírito Santo Bay, Brazil). *Environmental Pollution* 123, 301-305.
- Oehler, D.Z., 1978. Microflora of the middle Proterozoic Balbirini dolomite (McArthur Group) of Australia. *Alcheringa* 2, 269-309.
- Okamoto, A., Saishu, H., Hirano, N., Tsuchiya, N., 2010. Mineralogical and textural variation of silica minerals in hydrothermal flow-through experiments: Implications for quartz vein formation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74, 3692-3706.
- Orange, F., Lalonde, S.V., Konhauser, K.O., 2013. Experimental simulation of evaporation-driven silica sinter formation and microbial silicification in hot spring systems. *Astrobiology* 13, 163-176.
- Oyama, M., Takehara, H., 1991. Revised standard soil colour charts. Eijelkamp Agrisearch Equipment, Tokyo.
- Pecharsky, V.K., Zavalij, P.Y., 2009. Fundamentals of powder diffraction and structural characterization of materials. Springer, New York.
- Pedersen, G.B.M., Grosse, P., 2014. Morphometry of subaerial shield volcanoes and glaciovolcanoes from Reykjanes Peninsula, Iceland: Effects of eruption environment. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* 282, 115-133.
- Phoenix V.R., Adams D.G., Konhauser K.O., 2000. Cyanobacterial viability during hydrothermal biomineralization. *Chemical Geology*, 169, 329-338.
- Poulet, A., Aarab, A., Fekkak, A., Benharref, M., 2007. Geodynamic evolution of the northwestern Paleo-Gondwanan margin in the Moroccan Atlas at the Precambrian-Cambrian boundary. *Geological Society of America Special Papers* 423, 27-60.
- Preston, L.J., Genge, M.J., 2010. The Rhynie Chert Scotland, and the search for life on Mars. *Astrobiology* 10, 549-560.
- Ques J., Tritlla J., 1997. Introducción a las técnicas de preparación de láminas delgadas. En: *Asociaciones Minerales en Lámina Delgada* (Melgarejo, J.C.,ed.). Publicaciones de la Universidad de Barcelona y Fundació Folch, pp. 33-37.
- Raaben, M.E., 1980. Some stromatolites from the Precambrian of Morocco. *Earth-Sciences Review* 16, 221-234.
- Reed, S.J.B., 2010. Electron Microprobe Analysis and Scanning Electron Microscopy in Geology Cambridge University Press.
- Renaut, R. W., Owen, R.B., 1988. Opaline cherts associated with sublacustrine hydrothermal springs at Lake Bogoria, Kenya Rift Valley. *Geology* 16, 699-702.

- Renaut, R.W., Jones, B., Tiercelin, J.J., 1998. Rapid in situ silicification of microbes at Loburu hot springs, Lake Bogoria, Kenya Rift Valley. *Sedimentology* 45, 1083-1103.
- Renaut, R.W., Jones, B., Tiercelin, J.J., Tarits, C., 2002. Sublacustrine precipitation of hydrothermal silica in rift lakes: evidence from Lake Baringo, central Kenya Rift Valley. *Sedimentary Geology* 148, 235-257.
- Riding, R., 1991. Microbial carbonates: the geological record of calcified bacterial-algal mats and biofilms. *Sedimentology* 47, 179-214.
- Riding, R., 1999. The term stromatolite: towards an essential definition. *Lethaia* 32 (4), 321-330.
- Rusk, B., Reed, M., 2002. Scanning electron microscope-cathodoluminescence analysis of quartz reveals complex growth histories in veins from the Butte porphyry copper deposit, Montana. *Geology* 30 (8), 727-730.
- Rusk, B.G., Lowers, H.A., Reed, M.H., 2008. Trace elements in hydrothermal quartz: Relationships to cathodoluminescent textures and insights into vein formation. *Geology* 36 (7), 547-550.
- Sánchez-España, J., López-Pamo, E., Santofimia, E., Aduvire, O., Reyes, J., Baretino, D., 2005. Acid mine drainage in the Iberian Pyrite Belt (Odiel river watershed, Huelva, Spain). *Geochemistry, Mineralogy and Environmental implications. Applied Geochemistry* 20 (7), 1320-1356.
- Schopf, J.W., 1968. Microflora of the Bitter Springs Formation, late Precambrian, central Australia. *Journal of Paleontology* 42, 651-688.
- Schopf, J.W., 1993. Microfossils of the Early Archean Apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260, 640-646.
- Schopf, J.W., Blacic, J.M., 1971. New microorganisms from the Bitter Springs Formation (late Precambrian) of the north-central Amadeus Basin, Australia. *Journal of Paleontology* 45, 925-960.
- Schopf, J.W., Packer B.M., 1987. Early Archean (3.3-billion to 3.5-billion-year-old) microfossils from Warrawoona Group, Australia. *Science* 237, 70-73.
- Schopf, J.W., Kudryavtsev, A.B., Czaja, A.D., Tripathi, A.B., 2007. Evidence of Archean life: stromatolites and microfossils. *Precambrian Research* 158, 141-155.
- Schramm, B., Devey, C.W., Gillis, K.M., Lackschewitz, K., 2005. Quantitative assessment of chemical and mineralogical changes due to progressive low-temperature alteration of East Pacific Rise basalts from 0 to 9 Ma. *Chemical Geology* 218, 281-313.
- Schultze-Lam, S., Ferris, F.G., Konhauser, K.O., Wiese, R.G., 1995. In situ silicification of an Icelandic microbial mat: implications for microfossil formation. *Canadian Journal of Earth Sciences* 32, 2021-2026.
- Seilacher, A., Reif, W.E., Westphal, F., 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstätten. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 311, 5-23.
- Shiraishi, F., Reimer, A., Bissett, A., de Beer, D., Arp, G., 2008. Microbial effects on biofilm calcification, ambient water chemistry and stable isotope records (Westerjörfer Bach, Germany). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 262, 91-106.
- Skoog, D.A., Holler, F.J., Nieman, T., Settle, F.A., Robinson, K.A., Robinson, J.F., Chasteen, T.G., 2002. *Principios de Análisis Instrumental*. MacGraw-Hill, México.

- Smith, B.Y., Campbell, K.A., Rodgers, K.A., Browne, P.R.L., 2001. Morphological changes accompanying the opal-A to opal-CT silica phase transition in silica sinters, from Orakei Korako and Te Kopia, Taupo volcanic zone, New Zealand. Abstracts with Programs - Geological Society of America 33, 384-385.
- Souza-Egipsy, V., Wierzbos, J., Ascaso, C., Nealson, K.H., 2005. Mg-silica precipitation in fossilization mechanisms of sand tufa endolithic microbial community, Mono Lake (California). *Chemical Geology* 217, 77-87.
- Thomas, R.J., Chevallier, L.P., Gresse, P.G., Harmer, R.E., Eglington, B.M., Armstrong, R.A., de Beer, C.H., Martini, J.E.J., de Kock, G.S., Macey, P.H., Ingram, B.A., 2002. Precambrian evolution of the Sirwa Window, Anti-Atlas Orogen, Morocco. *Precambrian Research* 118, 1-57.
- Thorarinsson, S., 1981. Tephra studies and tephrochronology: a historical review with special reference to Iceland. In: *Tephra Studies* (Self, S., Sparks, S.J., eds.), Reidel Publishing Company, 1-12.
- Thordarson, T., Larsen, G., 2007. Volcanism in Iceland in historical time: Volcano types, eruption styles and eruptive history. *Journal of Geodynamics* 43, 118-152.
- Tomé, C.M., Tornos, F., 2009. SEM-CL analysis of hydrothermal quartz: case histories in Fe-Cu (Au) deposits. *Macla* 11, 179-180.
- Toporski, J.K.W., Steele, A., Westall, F., Thomas-Keppta, K.L., McKay, D.S., 2002. The simulated silicification of bacteria - new clues to the modes and timing of bacterial preservation and implications for the search for extraterrestrial microfossils. *Astrobiology* 2, 1-26.
- Trewin, N.H., 1994. Depositional environment and preservation of biota on the Lower Devonian hot-springs of Rhynie, Aberdeenshire, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 84, 433-442.
- Trewin, N.H., 1996. The Rhynie cherts: an early Devonian ecosystem preserved by hydrothermal activity. In: Bock, G.R., Goode, J.A. (eds.), *Evolution of Hydrothermal Ecosystems on Earth (and Mars?)*, Ciba Foundation Symposium 202. John Wiley and Sons; Chichester, 131-145, 145-149.
- Vargas, J., 1992. Geology and geothermal considerations of Krísuvík valley, Reykjanes Peninsula, Iceland. UNU-GTP, Iceland, report 13, 1-35.
- Verschuren, D., 1999. Influence of depth and mixing regime on sedimentation in a small, fluctuating tropical soda lake. *Limnology and Oceanography* 44, 1103-1113.
- Walsh, G.J., Benziane, F., Aleinikoff, J.N., Harrison, R.W., Yazidi, A., Burton, W.C., Quick, J.E., Saadane, A., 2012. Neoproterozoic tectonic evolution of the Jebel Saghro and Bou Azzer-El Graara inliers, eastern and central Anti-Atlas, Morocco. *Precambrian Research* 216/219, 23-62.
- Westall, F., Boni, L., Guerzoni, D., 1995. The experimental silicification of microorganisms. *Palaeontology* 38, 495-528.

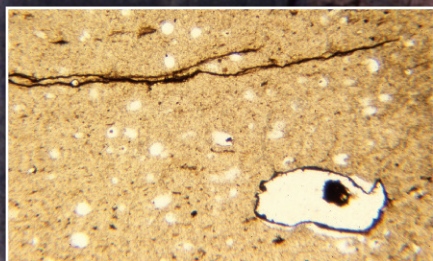
8. ANEXOS

8.1 Barragán, T. & Álvaro, J.J. 2012. Neoproterozoic chemohalms capping barite seep networks, Kaarta Mountains, Mali. “The Neoproterozoic Era: Evolution, Glaciation, Oxygenation”, Fermor Meeting. The Geological Society, Londres. Abstracts.

The 2012 Fermor Meeting of the Geological Society

The Neoproterozoic Era: *Evolution, Glaciation, Oxygenation*

19-21 September 2012



The Geological Society of London, Burlington House, London

With an optional field trip to the Ediacaran geology of Charnwood and the Longmynd, English Midlands, 22-23 September

Call for abstracts: deadline Friday 22nd June

This conference brings together a diverse group of geoscientists interested in the extraordinary environments, biotas and Earth system responses of the Neoproterozoic. Presentations will be broadly grouped under four inter-related themes: (1) Sequencing the rock record, (2) proxy record data for oceans and atmosphere, (3) co-evolution of life and the Earth system, and (4) modelling the Earth system. There will be extended group discussions on future research agendas on the third afternoon.

Keynote and invited speakers:

Theme 1 (Sequencing): Doug Benn, Paul Hoffman, Galen Halverson, Francis Macdonald, Adam Maloof, Dave Selby and Jenny Tait

Theme 2 (Proxies): Magali Ader, Huiming Bao, Don Canfield, David Johnston, Simone Kasemann, Tim Lyons, Simon Poulton and Nick Tosca

Theme 3 (Co-evolution): Martin Brasier, Nick Butterfield, Andy Knoll, Guy Narbonne, Tony Prave, Erik Sperling, Phil Wilby and Shuhai Xiao

Theme 4 (modelling): Christian Bjerrum, Tais Dahl, Raymond Pierrehumbert, Gilles Ramstein, Andy Ridgwell and Dan Rothman

Convenors:

Ian Fairchild (Birmingham), Dan Condon (NIGL), Tim Lenton (Exeter) and Graham Shields-Zhou (UCL) with field trip coordination by Martin Brasier (Oxford)

The meeting is sponsored by the Life and the Planet programme funded by the Natural Environment Research Council and the Gaia: Earth Systems Science Group of the Geological Society.

Call for papers and further information

For information about submitting a paper, please visit our website at <http://www.geolsoc.org.uk/gsl/events/fermor12>

For further information about the conference please contact:

Naomi Newbold

The Geological Society, Burlington House, Piccadilly, London W1J 0BG

T: 020 7432 0981 E: naomi.newbold@geolsoc.org.uk

Convenor contact: Ian Fairchild (E: i.j.fairchild@bham.ac.uk)

Neoproterozoic chemoherms capping barite seep networks, Kaarta Mountains, Mali

Barragán, T. and Álvaro, J.J.

Centre of Astrobiology (CSIC/INTA), Ctra. Torrejón a Ajalvir, km 4, 28850 Torrejón de Ardoz, Spain, barragangt@cab.inta-csic.es and alvarobjj@barragangt@cab.inta-csic.es

The Kaarta Mountains, Mali, are located in the West African craton. Glaciogenic deposits related to the Marinoan glaciation (ca. 635 Ma) are recorded in the Wassangara and Koniakari Groups (Deynoux et al., 1989). The latter, composed of glaciomarine diamictites covered by the classical “cap carbonate” unit, is overlain by the silexites and shales of the Nioro Group. The sequence of diamictite/cap carbonate/silexite is worldwide known as “Triad”. Special barite mineralizations occur within fractures and cavities of the lowermost Ediacaran cap carbonate. Their source is related to Ba-enriched methane seeps.

In the study area, distinct microbial textures are discontinuously present at the top of the cap carbonate. These microbial patch reefs nucleated at barite seeps and form the so-called chemoherms (sensu Aharon, 1994). Other evidences of microbially related methane seep events are known from Quaternary to the Late Paleocene thermal maximum (LPTM), Cretaceous (Aptian), Jurassic (Oxfordian and Toarcian), the Permian-Triassic boundary, and earliest Cambrian intervals.

Aharon, P., 1994. Geology and biology of modern and ancient submarine hydrocarbon seeps and vents: an introduction. *Geo-Mar Let.* 14, 69-73.

Deynoux, M., Marchand, J., Proust, J.N., 1989. Notice explicative de la carte géologique du Mali occidental au 1/200.000. Feuilles Kankossa, Kayes, Kossanto. République du Mali. Direction Nationale de la Géologie et des Mines, Bamako. Klöckner Industrie, Duisburg, pp. 54-81.

8.2 Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D.C., Zamora, S. & Álvaro, J.J. 2013. New mid-Cambrian palaeoscolecoid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, Northern Spain. “3rd IGCP 591 Annual Meeting”, Lund. Abstracts.

Proceedings of the 3rd IGCP 591 Annual Meeting

Lund, Sweden, 9–19 June 2013

EDITED BY

ANDERS LINDSKOG | KRISTINA MEHLQVIST

DEPARTMENT OF GEOLOGY | LUND UNIVERSITY



New mid-Cambrian palaeoscolecoid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, northern Spain

TANIA BARRAGÁN¹, JORGE ESTEVE², DIEGO C. GARCÍA-BELLIDO³, SAMUEL ZAMORA⁴ AND J. JAVIER ÁLVARO¹

Statistical analyses have been carried out in a representative collection of *Hadimopanella oezgueli* Gedik 1977 sclerites, sampled in the middle Cambrian Genestosa Member (Oville Formation) of the Cantabrian Mountains, Spain. The aim of the study was to determinate the morphological variability of these phosphatic button-like palaeoscolecoid sclerites. Several characteristics of the dorsal side of the measured sclerites were considered, such as the number of dorsal tubercles/nodes; the diameter and cusp roundedness of dorsal nodes; the eccentricity of the tuberculated/ornamented surface inside the sclerite outline; the relative width of the marginal brim; the relative size of the smooth surface versus the tuberculated surface. The statistical analysis (cluster and principal coordinates) identifies two broad morphogroups (A and B), with subsequent subgroups. Morphogroups A and B have been compared through principal coordinates with other sclerites classified as *Hadimopanella oezgueli* and those genera that contain this paraspecies, found in Gondwana and Siberia, including the Mila Formation (Iran; Wrona & Hamdi 2001), the Láncara Formation (northern Spain; Boogaard 1983), the Georgina Basin (Australia, Müller & Hinz-Schallreuter 1993), the Campo Pisano formation (Sardinia; Elicki 2006), the Ülgase-Kallavere Formation (Kirgizia; Märss 1988), the Korrelasyonunda Formation (Gedik 1977) where the holotype was described, the Çal Tepe formation (Sarmiento et al. 2001), western area of Taurids (Gedik 1989) all of them from Turkey and the Sinsk Formation (Siberia; Ivantsov & Wrona 2004). Only the Siberian sclerites are part of a complete and articulated scleritome. This analysis shows three broad groups (previous A and B, and new C). Two isolated sclerites belonging to Siberian specimens are out of all ellipses of 95 per cent of confidence (Fig. 1).

These results emphasize the idea that isolated sclerites are useless for taxonomic assignment of palaeoscolecids because (1) the same sclerital morphotype can appear in different complete palaeoscolecoid scleritomes (e.g., morphotype C occurs in the genera

Wronascolex and *Sahascolex*), and (2) a single palaeoscolecid scleritome can display different sclerite morphotypes (e.g., morphotypes Ps1, Ps2 and Ps3 forming the scleritome of *Wronascolex spinosus* Ivantsov & Wrona 2004).

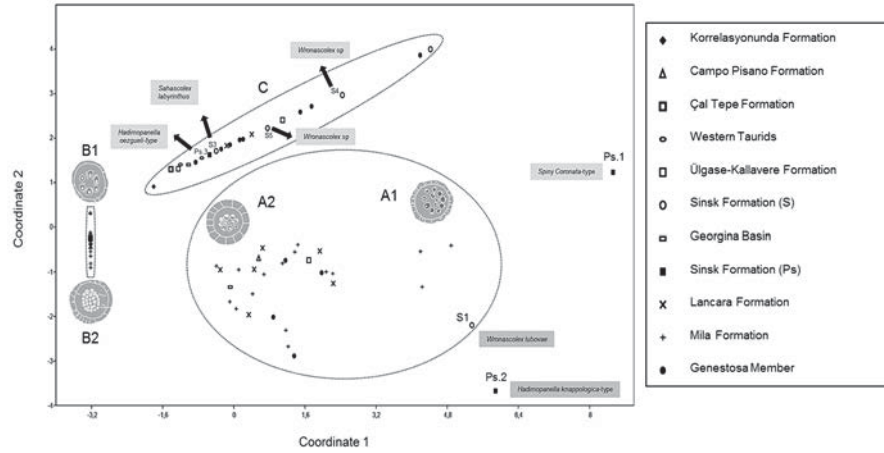


Fig. 1. Principal coordinates diagram showing the main morphogroups of *Hadimopanella oezgueli* from Gondwana and Siberia and the erected genera that contain this paraspecies. The schematic drawings are representative examples of the morphogroups identified in dregs from the Genetosa Member. Only the Siberian sclerites are taxonomically reported.

¹Centro de Astrobiología (CSIC/INTA), Ctra. de Torrejón a Ajalvir km 4, 28850 Torrejón de Ardoz, Spain; barragangt@cab.inta-csic.es, alvarobjj@cab.inta-csic.es

²Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, No.39 East Beijing Road. Nanjing 210008, China; jorgeves@unizar.es

³Sprigg Geobiology Centre. School of Earth and Environmental Sciences. University of Adelaide, SA 5005, Australia; diego.garcia-bellido@adelaide.edu.au

⁴Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, 20013–7012, USA; samuel@unizar.es

References

- Boogaard, M. van den, 1983: The occurrence of *Hadimopanella oezgueli* Gedik in the Lâncara Formation in NW Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 86, 331–341.
- Elicki, O., 2006: Microbiofacies analysis of Cambrian offshore carbonates from Sardinia (Italy): environment reconstruction and development of a drowning carbonate platform. *Carnets de Géologie/ Notebooks on Geology* 2006/01, 1–26
- Gedik, I., 1977: Orta Toroslarda Konodont biyostratigrafisi. *Bulletin of the Geological Society of Turkey* 20, 35–48. [in Turkish]
- Gedik, I., 1989: Hadimopanellid biostratigraphy in the Cambrian of the Western Taurids: A new biostratigraphic tool in the subdivision of Cambrian System. *Geological Bulletin of Turkey* 32, 65–78 (in Turkish).

- Ivantsov, A.Yu. & Wrona, R., 2004: Articulated palaeoscolecoid sclerite arrays from the Lower Cambrian of eastern Siberia. *Acta Geologica Polonica* 54, 1–22.
- Märss, T., 1988: Early Palaeozoic hadimopanellids of Estonia and Kirgizia (USSR). *Proceedings of the Academy of Sciences of the Estonian SSP, Geology* 37, 10–17.
- Müller, K.J. & Hinz-Schallreuter, I., 1993: Palaeoscolecoid worms from the Middle Cambrian of Australia. *Palaeontology* 36, 543–592.
- Sarmiento, G.N., Fernández-Remolar, D. & Göncüoğlu, M.C., 2001: Cambrian small shelly fossils from the Çal Tepe Formation, Taurus Mountains, Turkey. *Coloquios de Paleontología* 52, 117–134.
- Wrona, R. & Hamdi, B., 2001: Palaeoscolecoid sclerites from the Upper Cambrian Mila Formation of the Shahrizad section, Alborz Mountains, northern Iran. *Acta Geologica Polonica* 51, 101–107.

8.3 Álvaro, J.J. & Barragán, T. 2014. Alkaline lake embedded in the Ouarzazate Supergroup at Amane n'Tourhart, western Saghro inlier. In: Devaere, L., Clausen, S. & Álvaro, J.J. (eds.), Stratigraphic Overview of the Ediacaran-Cambrian from the Anti-Atlas, Morocco (USTL, Lille). Fieldtrip Guide, IES-ISCS Meeting in Ouarzazate (Morocco), 59-61.



International Meeting

September 15-24th 2014, Ouarzazate, Morocco



Stratigraphic overview of the Ediacaran and Cambrian from the Anti-Atlas, Morocco

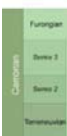
Léa Devaere, Sébastien Clausen and J. Javier Álvaro (eds.)



Université
Lille1
Sciences et Technologies



Instituto Geológico
y Minero de España



International Commission on Stratigraphy
Subcommission on Cambrian Stratigraphy



3.3. 21st September: from Ouarzazate to Agdz

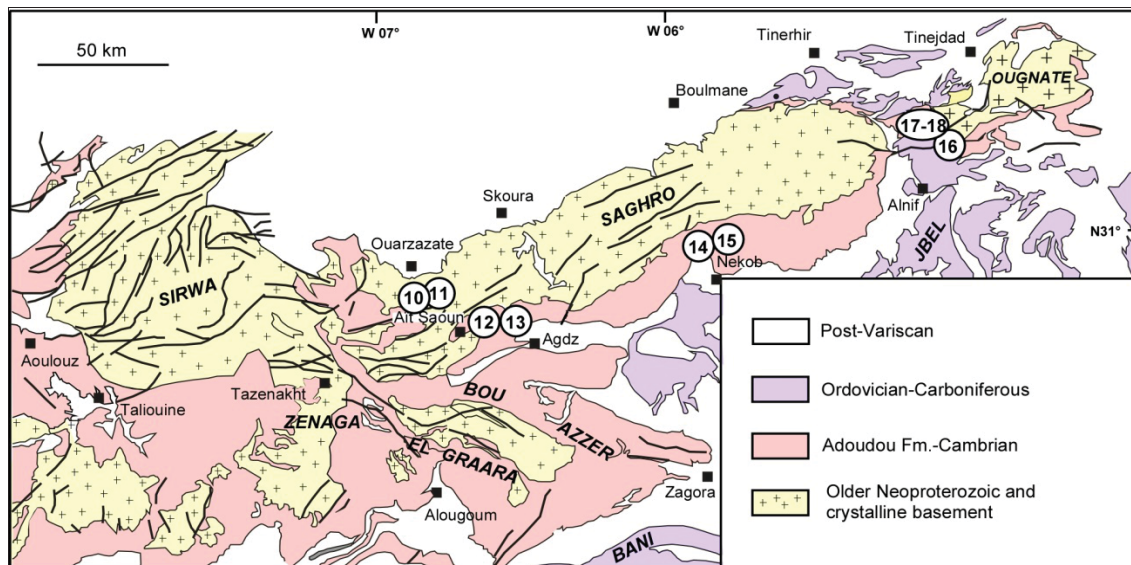


Figure 21.- Geological sketch of the Sirwa, Zenaga, Bou-Azzer, Saghro and Ougnate inliers of the central and eastern Anti-Atlas with setting of stops (numbered 10 to 18).

STOP 10

Alkaline lake embedded in the Ouarzazate Supergroup at Amane n'Tourhart, western Saghro inlier

J. Javier Álvaro and Tania Barragán*

* Centre of Astrobiology (INTA-CSIC), 28850-Torrejón de Ardoz, Spain.

The Ediacaran Ouarzazate volcanosedimentary Supergroup preserves a record of the complex interplay between effusion of lava floods and explosive acidic activity from numerous separate volcanic centres. Volcanic units consist of both basaltic and andesitic lava flows and subvolcanic sills and dykes, and dacitic/rhyolitic ignimbrites and tuffs. Thomas et al. (2002) and Walsh et al. (2012), among others, have subdivided the supergroup into the lower Mançour and the upper Imlas groups, both separated in the Saghro inlier by an angular discordance, whose interpretation is still a matter of debate. Despite the broad high-K calc-alkaline magmatism of the supergroup, the traditional interpretation was related to a post-collisional (post-Pan-African) and transtensional regime (e.g., Gasquet et al., 2005, 2008), whereas recent mapping summaries point to the onset of a third Pan-African deformation phase, named PA3 or WACadomian orogeny (see recent syntheses in Álvaro et al., 2014a; Hefferan et al., 2014).

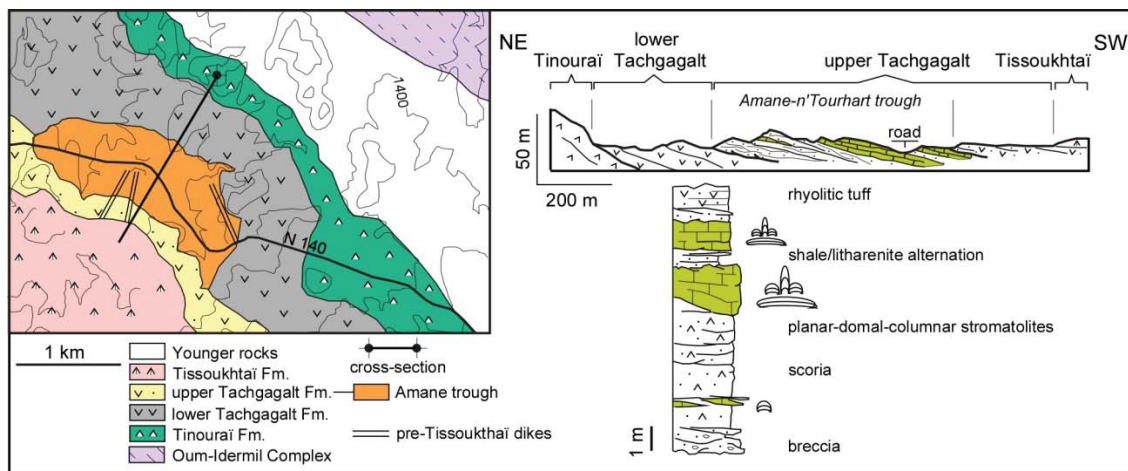


Figure 22.- Geological sketch, cross section and summarized log of the Amane-n'Tourhart alkaline lake embedded in the Mançour Group (Ouarzazate Supergroup); lithostratigraphic subdivision after Service Géologique du Maroc (1970); modified from Álvaro et al. (2010).

After an interval of ~ 30 m.y. related to the onset of the PA1 and PA2 deformation events of the Pan-African Orogeny (ca. 780–610 Ma), devoid of microbial remains, a microbial consortia episodically appeared in the Ediacaran Ouarzazate Supergroup marking the onset of key stratigraphic discontinuities separating active volcanic pulses. Volcanic events were separated by the record of erosive and low-angle unconformities (related to local tilting), which mark significant gaps in the timing of deposition and are locally marked by carbonate production in palaeoweathered lowlands. One of these alkaline ponds, named Amane n'Tourhart, is crosscut by the N-140 road and easily accessible for study (Fig. 22). It is interpreted as a lacustrine pond due to its reduced size and its emplacement surrounded by subaerial lava flows (Choubert and Faure-Muret, 1970; Álvaro et al., 2010).

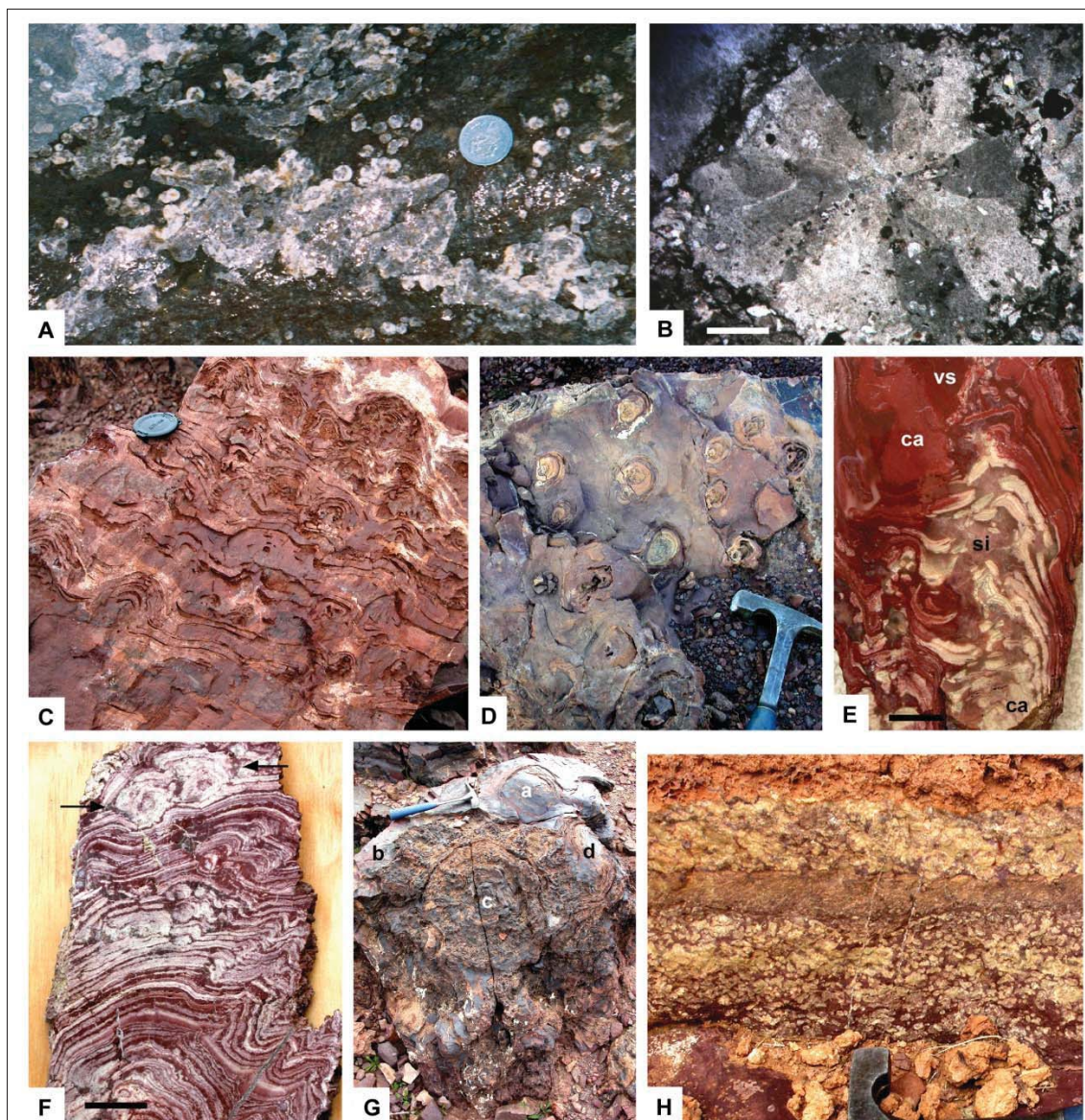


Figure 23.- Representative facies and microfacies of the Amane-n'Tourhart alkaline lake. **A.** Basement of the lower reefal complex formed by a volcanic scoria bed rich in single and coalesced vesicles (unfilled gas cavities) subsequently occluded with calcite. **B.** Thin-section photomicrograph of a scoria vesicle with radial fibrous calcite cement bearing scattered volcaniclasts; scale = 400 μ m. **C.** Vertical succession of wrinkle-to-domal stromatolites. **D.** Cross-section of columnar stromatolites. **E.** Slab of a columnar stromatolite with distorted lamination bearing secondary vugs occluded with silica cement; scale = 5 cm; ca- calcite, si-silica, vc- volcaniclastic siltstone. **F.** Slab of an irregular stromatolite with flat-to-domal fabrics and (arrowed) basal sections of domal stromatolites with different arrangement; scale = 4 cm. **G.** Coalesced stromatolitic complex with superposed (a to d) domal stromatolites. **H.** Alternation of volcaniclastic siltstone and microbial floatstone composed of stromatoclasts.

Two deepening-upward cycles can be recognized, the lower developed on a scoria substrate (Fig. 23A-B) and an upsection flat-domal-columnar trend of stromatolites (Fig. 23C-G).

Domal and columnar stromatolites, firstly taxonomically assigned to *Conophyton* (Choubert et al., 1952), were subsequently revised by Raaben (1980), who recognized *Nucleela* structures and erected the parataxon *Conophyton amantourartensis*. This cycle was interrupted by the input of ignimbrites (graded tuffite layers), which even buried completely the pond. A second deepening-upward cycle with another repetition of flat-domal-columnar morphological trend in the stromatolites was heavily affected by coeval hydrothermalism (Fig. 23E). The latter is documented by the broad replacement of carbonate by chert and hematite, which irregularly affected the stromatolite buildups; their stromatoclast counterparts infilled the depressions separating columnar edifices (Fig. 23H). The end of this pond is associated with the input of rhyolitic ignimbrites and tuffs that onlap the stromatolitic substrate.

It is remarkable the lack of evidence for significant fluvial and deltaic influence, which suggests that the streams that entered the lacustrine ponds were intermittent and thus not a significant source of water. It appears likely that groundwater, rather than surface waters, was the dominant source of water in the reported pond. Groundwater would have become silica-enriched after percolating through volcanic ashes. REE composition of silicified, dolomitized and undolomitized stromatolites is entirely consistent with freshwater (lacustrine) or shallow lagoonal (with a strong freshwater input) depositional settings; they also display a strong geochemical contamination from the overlying rhyolitic tuffs (Álvaro et al., 2010).

STOP 11

Oued Da'ra caldera, Ouarzazate Supergroup, western Saghro inlier

J. Javier Álvaro, Mohammed Benharref, Hassan Ezzouhairi and Abderrahman Soulaïmani

As summarized in the previous STOP, the Ouarzazate Supergroup (Thomas et al., 2002) constitutes a voluminous pile (up to 2 km thick) of volcanoclastic and volcanic rocks with related sub-volcanic plutons and dykes, which was deposited or intruded over approximately 65 Ma (from c. 615 to 550 Ma; Thomas et al., 2002; Gasquet et al., 2005, 2008; Walsh et al., 2012; Álvaro et al., 2014a). Lithologies within the Ouarzazate Supergroup change over short distances both laterally and vertically, and are indicative of variations in subaerial, fluvial and alluvial depositional environments. In the western Saghro inlier type area, close to Ouarzazate city, the homonymous supergroup is subdivided into a lower volcanosedimentary package of volcanoclastic, volcanic and granitic rocks (labelled "XIII_m" or NP3i in geological maps; Mançour Group) and an upper package of largely volcanoclastic and volcanic rocks (labelled "XIII_s" or NP3s; Imlas Group) separated by an angular unconformity. The Mançour Group consists of rhyolitic to andesitic tuffs, breccias and flows, polygenic conglomerates and breccias, volcanoclastic rock and subsidiary lacustrine dolostones (STOP 10), and its age is bracketed between 615 and 571 Ma (Gasquet et al., 2005, 2008; Walsh et al., 2012). The Imlas Group consists of rhyolitic flows interbedded with volcanoclastic sandstone, shale, and polygenic conglomerate and breccia, and its age is bracketed between c. 556 and 548 Ma (Walsh et al., 2012). The age of the unconformity between the upper and lower parts of the supergroup in the Saghro inlier is about 560 Ma (Walsh et al., 2012), but its precise age or even existence is not well documented in other inliers.

Chemically the Ouarzazate Supergroup is characterized by high-K calc-alkaline to shoshonitic plutonism and volcanism with volcanic arc to within plate granite signatures (e.g., Thomas et al., 2002; El Baghdadi et al., 2003; Gasquet et al., 2005, 2008; Errami et al., 2009; Walsh et al., 2012), and overlaps the zone that characterizes post-collisional granites (*sensu* Pearce, 1996). The supergroup rocks plot as I- to S-type granites, with little overlap into the field of A-type granite (El Baghdadi et al., 2003; Walsh et al., 2012) (Fig. 24). Thomas et al. (2002) and Gasquet et al. (2005, 2008) attributed this igneous activity to a post-collisional setting related to the modification of the margin of the WAC without subduction, whereas El Baghdadi et al. (2003), Walsh et al. (2012) and Hefferan et al. (2014) favour a model involving subduction of oceanic crust beneath the WAC. Walsh et al. (2012) support an Andean-type subduction model and suggest the Central Volcanic Zone of the central Andes as a possible modern analogue. A subdivision of the Pan-African Orogeny into three orogenic episodes (PA1, PA2 and PA3) was synthesized by Walsh et al. (2012), which were subsequently named the Iriri, Bou Azzer and WACadomian orogenies by Hefferan et al. (2014).

8.4 Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D., Zamora, S. & Álvaro, J.J. 2014a. New mid-Cambrian palaeoscolecoid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, northern Spain. GFF 136, 22-25.



GFF

Publication details, including instructions for authors and subscription information:

<http://www.tandfonline.com/loi/sgff20>

New Middle Cambrian palaeoscolecid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, northern Spain

Tania Barragán^a, Jorge Esteve^{bc}, Diego C. García-Bellido^d, Samuel Zamora^e & J. Javier Álvaro^a

^a Centro de Astrobiología (CSIC/INTA), ctra. de Torrejón a Ajalvir km 4, 28850 Torrejón de Ardoz, Spain; ,

^b Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, no. 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China;

^c Centre of Biology, Earth and Environmental Sciences, University of West Bohemia at Plzeň, Plzeň 30619, Czech Republic;

^d Sprigg Geobiology Center, School of Earth & Environmental Sciences, University of Adelaide, SA 5005, Australia;

^e Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC 20013-7012, USA;

Published online: 31 Jan 2014.

To cite this article: Tania Barragán, Jorge Esteve, Diego C. García-Bellido, Samuel Zamora & J. Javier Álvaro (2014) New Middle Cambrian palaeoscolecid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, northern Spain, GFF, 136:1, 22-25, DOI: [10.1080/11035897.2013.874039](https://doi.org/10.1080/11035897.2013.874039)

To link to this article: <http://dx.doi.org/10.1080/11035897.2013.874039>

PLEASE SCROLL DOWN FOR ARTICLE

Taylor & Francis makes every effort to ensure the accuracy of all the information (the "Content") contained in the publications on our platform. However, Taylor & Francis, our agents, and our licensors make no representations or warranties whatsoever as to the accuracy, completeness, or suitability for any purpose of the Content. Any opinions and views expressed in this publication are the opinions and views of the authors, and are not the views of or endorsed by Taylor & Francis. The accuracy of the Content should not be relied upon and should be independently verified with primary sources of information. Taylor and Francis shall not be liable for any losses, actions, claims, proceedings, demands, costs, expenses, damages, and other liabilities whatsoever or howsoever caused arising directly or indirectly in connection with, in relation to or arising out of the use of the Content.

This article may be used for research, teaching, and private study purposes. Any substantial or systematic reproduction, redistribution, reselling, loan, sub-licensing, systematic supply, or distribution in any form to anyone is expressly forbidden. Terms & Conditions of access and use can be found at <http://www.tandfonline.com/page/terms-and-conditions>

New Middle Cambrian palaeoscolecid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, northern Spain

TANIA BARRAGÁN¹, JORGE ESTEVE^{2,3}, DIEGO C. GARCÍA-BELLIDO⁴, SAMUEL ZAMORA⁵ and J. JAVIER ÁLVARO¹

Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D.C., Zamora, S. & Álvaro, J.J., 2014: New Middle Cambrian palaeoscolecid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, northern Spain. *GFF*, Vol. 136 (Pt. 1, March), pp. 22–25. © Geologiska Föreningen. doi: <http://dx.doi.org/10.1080/11035897.2013.874039>.

Abstract: A new assemblage of palaeoscolecid sclerites preserving all the details of the (para)species *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977, including characteristic ornamentation, has been found in the Middle Cambrian Genestosa Member (Oville Formation) of the Cantabrian Mountains, northern Spain. The assemblage of sclerites shows a great morphological variability enabling emendation of its diagnosis. Some of them exhibit erosive facets as a result of reworking preceding definitive burial. One key specimen has lateral slits along the marginal brim, which represent a crown of eroded tubercles, and may be classified out the (para) genus *Hadimopanella*.

Keywords: Genestosa Member; Gondwana; parataxonomy; taphonomy.

¹Centro de Astrobiología (CSIC/INTA), ctra. de Torrejón a Ajalvir km 4, 28850 Torrejón de Ardoz, Spain; barragangt@cab.inta-csic.es, alvarobjj@cab.inta-csic.es

²Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, no. 39 East Beijing Road, Nanjing 210008, China; jorgeves@unizar.es

³Centre of Biology, Earth and Environmental Sciences, University of West Bohemia at Plzeň, Plzeň, 30619, Czech Republic; jorgeves@unizar.es

⁴Sprigg Geobiology Center, School of Earth & Environmental Sciences, University of Adelaide, SA 5005, Australia; Diego.Garcia-Bellido@adelaide.edu.au

⁵Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC 20013-7012, USA; samuel@unizar.es

Manuscript received 4 June 2013. Revised manuscript accepted 8 December 2013.

Introduction

Hadimopanella oezgueli is a button-like phosphatic palaeoscolecid sclerite, which was erected based on shelly debris from Turkey (Gedik 1977). These sclerites are abundant in residues after etching in Cambrian limestones from Gondwana and the Siberian Platform (Bengtson 1977; van den Boogaard 1983; Märss 1988; Wrona & Hamdi 2001). They are arranged into arrays to form an external skeleton (or scleritome) which is occasionally preserved (Ivantsov & Wrona 2004).

Sclerites of *H. oezgueli* show a large morphological variability mainly based on the number, shape and arrangement of tubercles. The aim of this work is to describe the morphological variability of the *H. oezgueli* sclerites collected from previously unreported wackestone–packstone tempestites of the Middle Cambrian Genestosa Member (Oville Formation), in northern Spain.

Geological setting

The studied material was extracted from limestone interbeds of the Middle Cambrian Genestosa Member (Oville Formation) in the vicinity of Tanes (Fig. 1A and B), Cantabrian Mountains. There, the Genestosa Member is about 350 m thick and consists

of burrowed greenish claystone beds with abundant centimetre-to-decimetre thick, carbonate interbeds and nodules. The latter includes shelly wackestone–packstone tempestites alternating with calcisiltites and claystones. *H. oezgueli* sclerites occur in trilobite-rich limestone beds with wackestone–packstone textures belonging to the *Pardailhanian hispida* Zone (mid Caesaraugustan; Sdzuy 1968; Liñán et al. 1993). The first occurrence of *H. oezgueli* was reported from the underlying reddish, centimetre-to-decimetre-thick limestone/shale couplets of the Barrios (or griotte) facies of the upper Láncara Member (van den Boogaard 1983; Fernández-Remolar 2001; Fig. 1C).

Systematic palaeontology

Genus *Hadimopanella* Gedik, 1977

Type species. – *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977

Emended diagnosis. – This is a phosphatic circular sclerite, with height/diameter ratio about 1/3, displaying a slightly convex-to-plane and smooth lower surface and a strongly convex upper

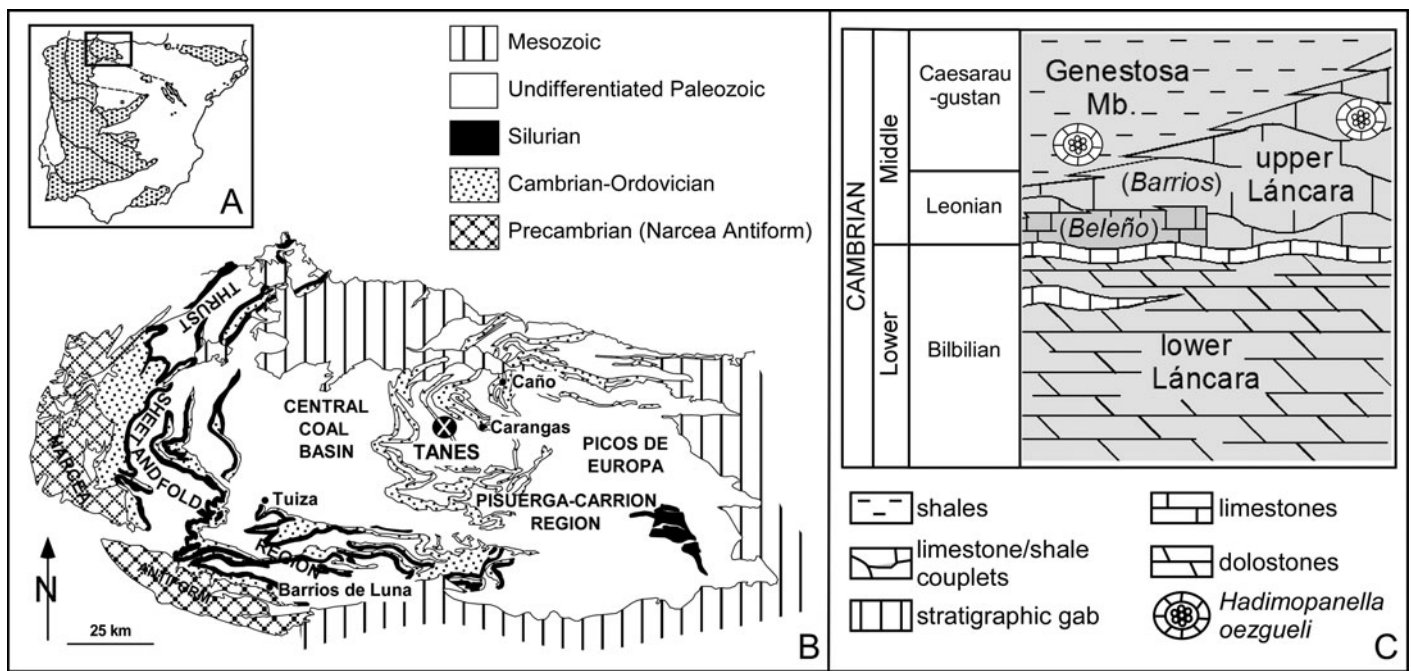


Fig. 1. A. Geological sketch of the Iberian Peninsula with setting of the Cantabrian Zone, dotted areas represent pre-Variscan exposures. B. Geological map of the Cantabrian Zone showing location of the study section at Tanes. C. Stratigraphy of the Lower–Middle Cambrian transition in the Cantabrian Mountains with occurrences of the studied *H. oezgueli* specimens.

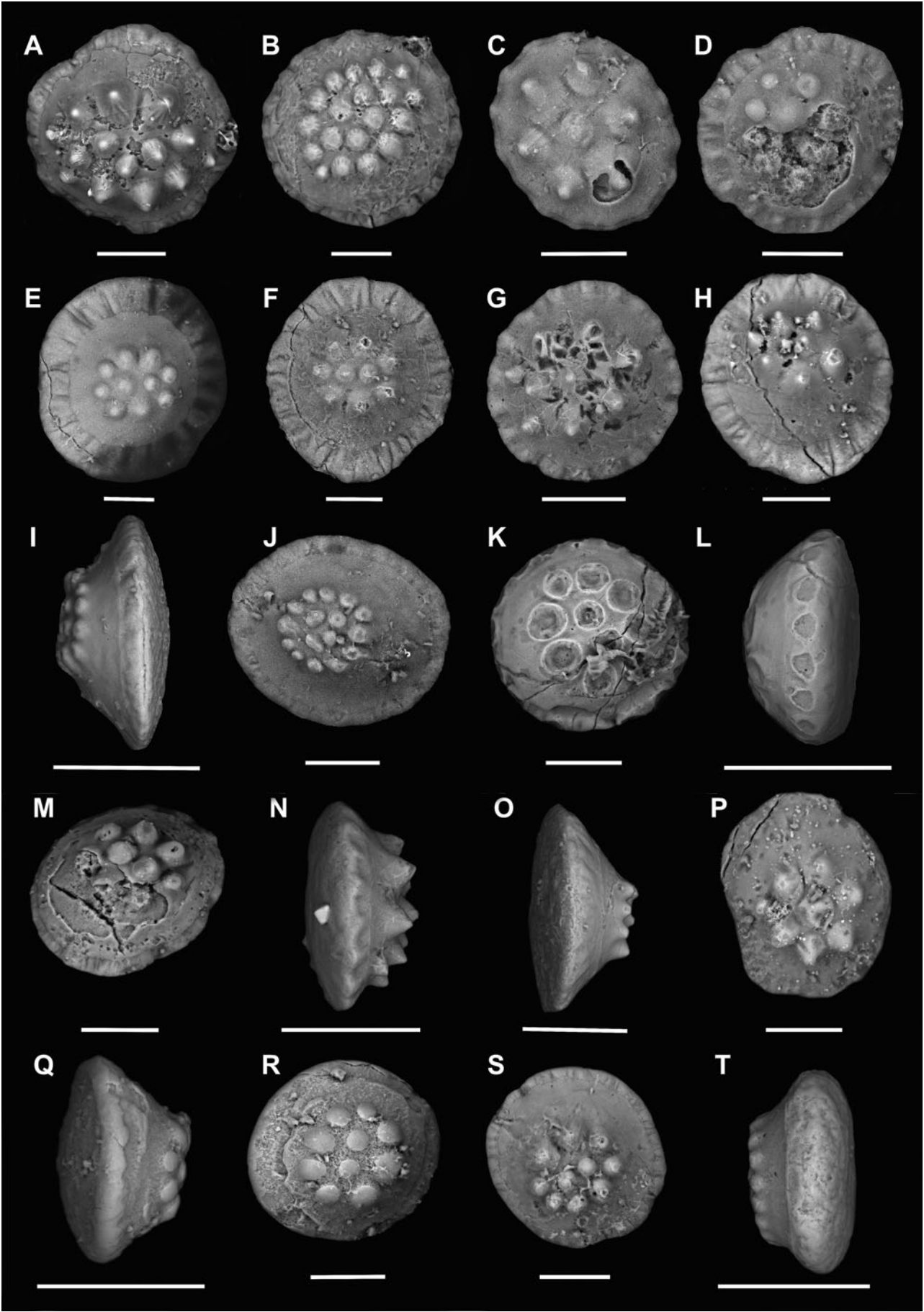
surface. The latter consists of three concentric parts with different widths and slopes: a marginal rim with radial striations or slits, a smooth middle surface and a tuberculated surface about half of the full diameter. The tubercles, highly variable in number (2 to about 60), are either regularly or irregularly distributed; they can form an outer circular row which can occupy a great part of the smooth middle surface.

Description. – Most sclerites from the Genestosa assemblage are almost circular in outline, but some are clearly elliptical (Fig. 2C, M and P). The observed diameter ranges from 120 to 200 μm , and the height from 32 to 72 μm . The number of tubercles ranges from 6 to 28, most of them are involved in a peripheral row surrounding a central area bearing 0–4 tubercles. Commonly, tubercles can be of either similar (Fig. 2E, F and S) or variable (Fig. 2D) size, with rounded (Fig. 2B, I, Q, R and T) or acute tips (Fig. 2A, G, H and N). The basal diameter of tubercles ranges from 7 to 40 μm and few of them are striated at their base (Fig. 2A and S). The sclerite margin is striated (Fig. 2E, F and H) or bears slits (Fig. 2D and G).

Remarks. – The presence of *H. oezgueli* sclerites in the Middle Cambrian of the Cantabrian Mountains is common. The size of the sclerites described herein fits with the size range (80–250 μm) of the sclerites described from the underlying upper Láncara Member (see Van den Boogaard, 1983). The Cantabrian specimens are slightly larger than those found in the Furongian Mila Formation of Iran (Wrona & Hamdi 2001) or even those integrated in articulated palaeoscolecids from the Lower Cambrian Sink Formation of Siberia (Ivantsov & Wrona 2004). In this new assemblage, some specimens show erosive facets as a consequence of transport prior to final burial (Fig. 2K and L) or as a result of etching process (Fig. 2D, G, M, Q and R).

There are some examples with a flat upraised crest tuberculated area with a high number of tubercles (>25) which could fit with the diagnosis of *Hadimopanella knappologica* Bengtson, 1977 that can reach 60 tubercles (Fig. 2I and J). The latter species was considered as a junior synonym of *H. oezgueli* by Bengtson (1977), but subsequently separated by Ponomarenko (2005) and Kouchinsky et al. (in press).

Fig. 2. SEM photographs of *H. oezgueli* Gedik, 1977 from the *P. hispida* Zone of the Genestosa Member at Tanes. Illustrated sclerites specimens are housed in the Instituto Geológico y Minero de España (IGME: MGM prefix), Spain. A. Sclerite with sharp tip tubercles and striated base tubercles, observable in the two upper tubercles; MGM 1101 K. B. Sclerite with rounded tip and symmetric arrangement of tubercles; MGM 1102 K. C. Sclerite with oval outline; MGM 1103 K. D. Sclerite with heterogeneous-size tubercles, the only visible tubercles have different sizes, and slitted marginal rim; MGM 1104 K. E and F. Sclerites with homogeneous-size tubercles and striated marginal rim; MGM 1105 K, MGM 1106 K. G and H. Sclerites with sharp tip tubercles and slitted marginal rim, in the case of “H”, the set of tubercles is markedly moved; MGM 1107 K, MGM 1108 K. I and J. Lateral and dorsal sides of “*H. knappologica*” sclerite type; MGM 1109 K. K and L. Doral and lateral sides of unusual sclerite with eroded lateral tubercles in its marginal rim; MGM 1110 K. M. Sclerite with oval outline and partially chemical corroded; MGM 1111 K. N and O. Lateral-side sclerites, with sharp and rounded tubercles respectively; MGM 1112 K, MGM 1113 K. P. Sclerite with oval and quite asymmetric outlines; MGM 1114 K. Q and R. Lateral- and dorsal-side sclerites with rounded tip tubercles and quite chemical corroded; MGM 1115 K. S. Sclerite with rounded tip tubercles and the set of tubercles is slightly moved; MGM 1116 K. T. Lateral-side sclerite with rounded tip tubercles; MGM 1117 K. Scale bars: dorsal sides = 50 μm and lateral sides = 100 μm .



An unusual specimen found in the Cantabrian dregs presents several slits in both the tuberculated surface and the marginal rim, which may represent eroded tubercles. If this is true, this specimen may be representative of a new para(genus) (Fig. 2K and L).

Discussion

Isolated sclerites form a distinct cuticular ornamentation with variable shapes and sizes arranged in rows within a palaeoscolecoid worm body (scleritome *sensu* Bengtson 1985).

One of the first complete technical systematic classifications of palaeoscolecids was made by Müller & Hinz-Schallreuter (1993), who grouped 3500 specimens from Australia based on ornamentation and organization of plates. *H. oezgueli* Gedik, 1977 has been found as isolated sclerites (Van Den Boogaard 1983; Märss 1988; Wrona & Hamdi 2001) and integrated forming articulated palaeoscolecoid bodies (Ivantsov & Wrona 2004; García-Bellido et al. 2013) displaying a great intraspecific variability mainly based on the number, shape and arrangement of tubercles. Articulated palaeoscolecoid specimens commonly show more than one sclerite (para)species; in some cases, the sclerites from the dorsal and the ventral side trunks are different (Ivantsov & Wrona 2004). As a result, it is not possible to determine whether *H. oezgueli* sclerites from the Genetosa Member are associated with a distinct palaeoscolecoid species or with several species.

Conclusions

H. oezgueli is a cosmopolitan palaeoscolecoid sclerite known from Cambrian sediments of Gondwana and the Siberian Platform. For the first time, it is reported from the Middle Cambrian Genetosa Member of the Cantabrian Mountains, northern Spain. There, the disarticulated sclerites display a wide morphological variability that has enabled to modify the diagnosis of the parasppecies. One distinct sclerite, with which seem to be eroded tubercles arranged along the marginal rim, is illustrated here and may represent another (para)genus. It is not possible to assign the

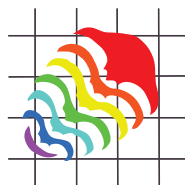
sampled population of *H. oezgueli* to any specific palaeoscolecoid species.

Acknowledgements — The authors thank the revision made by John Peel and an anonymous referee. This article is a contribution to the projects CGL2010-19491 and CGL2011-24516 from Spanish MICINN and FEDER. J.E. is supported by Chinese Academy of Sciences Fellowship for Young International Scientists Grant (Grant No 2012Y1ZB0010).

References

- Bengtson, S., 1977: Early Cambrian button-shaped phosphatic microfossils from the Siberian Platform. *Palaeontology* 20, 751–762.
- Bengtson, S., 1985: Taxonomy of Disarticulated Fossils. *Journal of Paleontology* 59, 1350–1358.
- Fernández-Remolar, D., 2001: Nota sobre la distribución estratigráfica de *Hadimopanella* Gedik, 1977 (microescleritos de paleoscolecidos), en el Cámbrico. *Revista Española de Micropaleontología* 33, 113–121.
- García-Bellido, D.C., Paterson, J.R. & Edgecombe, G.D., 2013: Cambrian palaeoscolecids (Cycloneuralia) from Gondwana and reappraisal of species assigned to *Palaeoscolex*. *Gondwana Research* 24, 780–795.
- Gedik, I., 1977: Orta Toroslarda Konodont biyostratigrafisi. *Bulletin of the Geological Society of Turkey* 20, 35–48 [in Turkish].
- Ivantsov, A.Yu. & Wrona, R., 2004: Articulated palaeoscolecoid sclerite arrays from the Lower Cambrian of eastern Siberia. *Acta Geologica Polonica* 54, 1–22.
- Kouchinsky, A., Bengtson, S., Clausen, S. & Vendrasco, M.J., in press: A lower Cambrian fauna of skeletal fossils from the Emyaksin Formation, northern Siberia. *Acta Palaeontologica Polonica*. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0004>
- Liñán, E., Perejón, A. & Sdzuy, K., 1993: The Lower–Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geological Magazine* 130, 817–833.
- Märss, T., 1988: Early Palaeozoic hadimopanellids of Estonia and Kirgizia (USSR). Proceedings of the Academy of Sciences of the Estonian SSP. *Geology* 37, 10–17.
- Müller, K.J. & Hinz-Schallreuter, I., 1993: Palaeoscolecoid worms from the Middle Cambrian of Australia. *Palaeontology* 36, 543–592.
- Ponomarenko, A.G. 2010: First Record of Dinocarida from Russia. *Paleontological Journal* 44, 503–504 - [Unique Sinian Localities of Early Cambrian Organisms (Siberian Platform): Proceedings of the Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences, Vol. 284, Ed. by A. G. Ponomarenko (Nauka, Moscow, 2005) [in Russian].].
- Sdzuy, K., 1968: Trilobites del Cámbrico Medio de Asturias. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo* 1, 77–135.
- van den Boogaard, M., 1983: The occurrence of *Hadimopanella oezgueli* Gedik in the Láncara Formation in NW Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series B* 86, 331–341.
- Wrona, R. & Hamdi, B., 2001: Palaeoscolecoid sclerites from the Upper Cambrian Mila Formation of the Shahmirzad section, Alborz Mountains, northern Iran. *Acta Geologica Polonica* 51, 101–107.

8.5 Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D., Zamora, S. & Álvaro, J.J. 2014b. *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977: a palaeoscolecoid sclerite useless for taxonomic purposes. *Palaeontologia Electronica* 17.3.42A, 20 p.



***Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977: a palaeoscolecidan sclerite useless for taxonomic purposes**

**Tania Barragán, Jorge Esteve, Diego C. García-Bellido,
Samuel Zamora, and J. Javier Álvaro**

ABSTRACT

A new assemblage of *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977 is described from the middle Caesaraugustan (middle Cambrian) part of the Genestosa Member (Oville Formation) in the Cantabrian Mountains, northern Spain. Sclerites occur disarticulated and display distinct diagenetic processes, with authigenic chlorites occluding primary porosity and secondary fissures. Sclerite distribution was controlled by patchy development of epibenthic multispecies clumps on shell (both carbonate and clayey) substrates. A joint biometric and statistical analysis in both dorsal and lateral views of disarticulated sclerites allows characterization of two distinct morphotypes. These are compared with other occurrences of *H. oezgueli* sclerites from other margins of Gondwana and the Siberian Platform, as a result of which, another morphotype is identified. Two main inferences can be drawn: (i) different ventral trunk-sided sclerites of a same scleritome comprise different sclerite morphotypes and (ii) one distinct sclerite morphotype occurs in different genera and species. These results emphasize the idea that the diagnostic features that characterize the parataxon *H. oezgueli* should not be used for (bio) taxonomic classification of palaeoscolecidan scleritomes.

Tania Barragán. Centro de Astrobiología (CSIC/INTA), Ctra. de Torrejón a Ajalvir km 4, 28850 Torrejón de Ardoz, Spain, barragangt@cab.inta-csic.es

Jorge Esteve. Centre of Biology, Earth and Environmental Sciences, University of West Bohemia at Plzeň, 30619 Plzeň, Czech Republic, jorgeves@unizar.es

Diego C. García-Bellido. Environment Institute, School of Earth & Environmental Sciences, University of Adelaide, Adelaide, SA 5005, Australia, Diego.Garcia-Bellido@adelaide.edu.au

Samuel Zamora. Instituto Geológico y Minero de España, c/ Manuel Lasala, 44 - 9º B, 50006 Zaragoza, Spain, s.zamora@igme.es

J. Javier Álvaro. Centro de Astrobiología (CSIC/INTA). Ctra. de Torrejón a Ajalvir km 4, 28850 Torrejón de Ardoz, Spain, alvarobjj@cab.inta-csic.es

Keywords: biometric analysis; parataxonomy; taphonomy; Cambrian; Gondwana

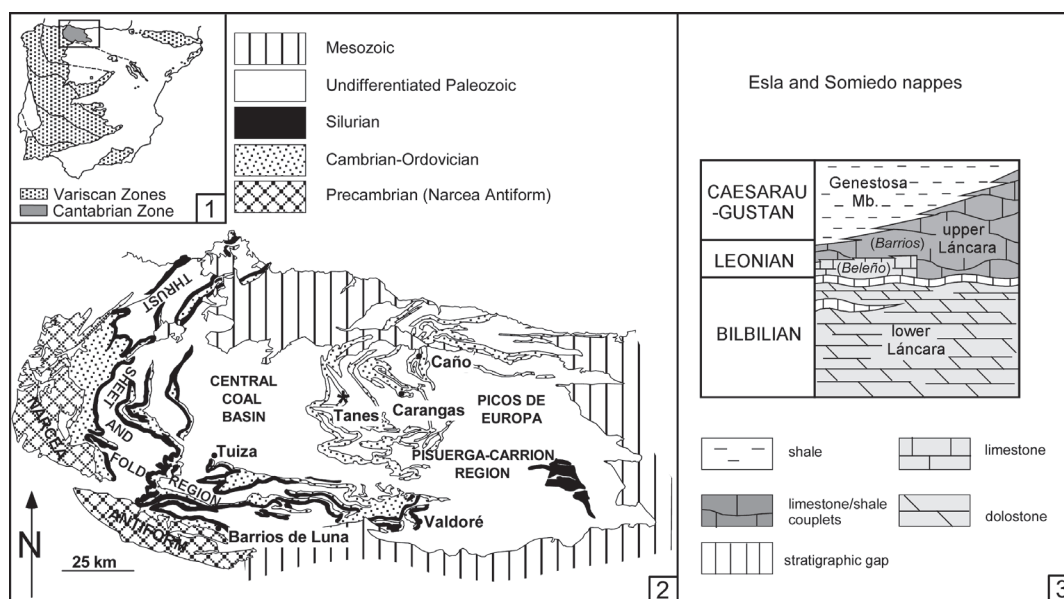


FIGURE 1. (1) Geological sketch of the Iberian Peninsula showing the setting of the Cantabrian Mountains. (2) Geological setting of the study area in Tanes, Cantabrian Mountains. (3) Stratigraphic log of the lower-middle Cambrian transition in the Cantabrian Mountains.

INTRODUCTION

Palaeoscolecid s were vermiform metazoans characterized by an annulated long, slender, cylindrical body armoured with organic or organo-phosphatic button-like sclerites arranged in linear patterns. They were common components of Cambrian-Late Silurian marine benthic communities (Conway Morris, 1997; García-Bellido et al., 2013; Hou and Bergström, 1994; Kraft and Mergl, 1989; Müller and Hinz-Schallreuter, 1993; Zhang and Pratt, 1996). Despite the finding of complete and well-preserved palaeoscolecidan cuticles in the lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte of China (Hou and Bergström, 1994; Zhang and Pratt, 1996), the middle Cambrian of Australia (Müller and Hinz-Schallreuter, 1993), and the Lower Ordovician of Bohemia (Hinz et al., 1990), some aspects related to both their phylogenetic relationships with ecdysozoan groups and lifestyle are still under discussion (Botting et al., 2012; Conway Morris and Peel, 2010; Han et al., 2007a, 2007b, 2007c; Harvey et al., 2010; Wills et al., 2012).

Their first descriptions were based on compressed body fossils (e.g., Conway Morris and Robison, 1986; Robison, 1969; Ulrich, 1878; Whitard, 1953). Their disarticulated sclerites were found worldwide as dregs after limestone etching with problems to assign them to specific taxa and were described under different generic names, such as *Hadimopanella* Gedik, 1977, *Kaimenella*

Märss, 1988 and *Milaculum* Müller, 1973 (e.g., Bendix-Almgreen and Peel, 1988; Bengtson, 1977; Gedik, 1977, 1989; Märss, 1988; Peel and Larsen, 1984; van den Boogard, 1983, 1988, 1989a, 1989b; Wrona, 1982, 1987). They were subsequently integrated with palaeoscolecidan body fossils (Kraft and Mergl, 1989; van den Boogaard, 1989a, 1989b). One well-known cosmopolitan sclerite is *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977, originally described from Turkey, and significantly abundant in Cambrian sediments of Siberia and Gondwana.

A new assemblage of *Hadimopanella* isolated sclerites from the middle Cambrian of the Cantabrian Mountains (northern Spain) is reported here. The aim of this paper is to offer a quantitative analysis of this assemblage in order to characterize the wide morphological variability of the parataxon. A comparison with other isolated *Hadimopanella* sclerites found elsewhere is provided along with a brief discussion of its (para)taxonomic usefulness. Finally, a discussion of diagenetic processes and palaeoecological constraints is included.

GEOLOGICAL SETTING AND STRATIGRAPHY

The Cantabrian Mountains (Figure 1.1-2) are of prime importance in understanding the benthic community replacements associated with the faunal turnover that characterize the lower-middle Cambrian boundary interval (Álvaro et al., 2013).

The remnants of the subtropical carbonate platform preserved in this part of West Gondwana shows the stepwise record of: (i) the occurrence of the youngest archaeocyathan-microbial reefs of West Gondwana (Perejón and Moreno-Eiris, 2003) associated with ooidal shoal complexes rich in endemic trilobites and low-diversity skeletonized microfossils (Álvaro, 2007; Clausen and Álvaro, 2006); (ii) the onset of a regional erosive unconformity within the Lâncara Formation marking the lower-middle Cambrian boundary (Álvaro et al., 2000; Aramburu et al., 1992; Aramburu and García Ramos, 1993; van der Mohr, 1969), bearing an indeterminate biostratigraphic gap laterally correlatable into the Montagne Noire (Wotte et al., 2007); and (iii) the stepwise immigration of new trilobite families, linguliform brachiopods and highly diverse skeletonized microfossils (Clausen and Álvaro, 2006; Sdzuy, 1968, 1995; Wotte, 2006, 2009a, 2009b; Wotte and Mergl, 2007) on middle Cambrian transgressive offshore-dominated substrates.

The occurrence of disarticulated sclerites of *Hadimopanella oezgueli* is related to this earliest mid-Cambrian immigration of shelly fauna. Although its presence was reported from the Barrios (or griotte) facies of the upper Lâncara Member (Fernández-Remolar, 2001; van den Boogaard, 1983) (Figure 1.3), unreported limestone interbeds of the overlying Genestosa Member (Oville Formation) are also rife with sclerites. These were sampled in trilobite-rich wackestone-to-packstone tempestites of the Genestosa Member at Tanes (Sdzuy, 1968). The fossiliferous limestones belong to the *Pardailhania hispida* Zone (mid Caesaraugustan) based on its trilobite content (Liñán et al., 1993; Sdzuy, 1968).

MATERIAL AND METHODS

This work is based on a collection of *Hadimopanella oezgueli*-type sclerites sampled after etching of bioclastic limestones from the Genestosa Member and their comparison with other sclerites of the same parataxon previously reported from other margins of Gondwana and the Siberian Platform. Isolated sclerites are used below in their parataxonomic concept, so outside any ortho- or biotaxonomic concept of Bengtson's definition (1985): "a parataxon is a conceptual taxon belonging to a taxonomic system that by formal decision is outside the orthotaxonomic (or biological) system covering the same group of organisms." Only complete palaeoscolecidan scleritomes are reported as (bio)taxonomic entities (Ivantsov and

Wrona, 2004), whereas disarticulated sclerites are referred to as parataxons.

In the studied material from the Genestosa Member, 78 sclerites of *H. oezgueli* were selected after etching to carry out biometric and statistical analyses. Smaller specimens, less than 100 µm in diameter, were usually overlooked or hard to extract during picking. Specimens are phosphatic or phosphatized, and usually preserve all the ornamentation details. Several specimens clearly show erosive facets, which are explained later.

Image J-Software (Abràmoff et al., 2004) was used to estimate linear and surface measurements in the dorsal view of sclerites examples from Genestosa Member (n=33) and from other published articles (n=41). Mainly five groups of parameters were measured in dorsal view: (i) largest (D_{max}), shortest (D_{min}), and median ($D_{me} = (D_{max} + D_{min})/2$) diameters of outer surface; (ii) largest (d'_{max}), shortest (d'_{min}), and median (d'_{me}) diameters of middle surface, reported from the outline of the latter (tuberculated surface included); (iii) largest (d_{max}), shortest (d_{min}), and median (d_{me}) diameters of the tuberculated surface, (iv) number of tubercles (no. tubercles) and diameter of largest and smallest tubercles plus their tip diameters (\emptyset largest tubercle, \emptyset smallest tubercle, \emptyset tip); and (v) a measure of eccentricity, based on the distance between the centres of the outer and the tuberculated surface (ed). The relationships built from the latter measures are used in the statistical analyses were: D_{me}/d_{me} , $D_{me}-d'_{me}/D$, $d'-d/D$, D_{max}/D_{min} , d_{max}/d_{min} , ed/d_{max} , no. tubercles/ d_{me} , \emptyset largest tubercle/ \emptyset tip, \emptyset smallest tubercle/ \emptyset tip, and \emptyset largest tubercle/ \emptyset smallest tubercle. A sketch of main measures is illustrated in Figure 2.1 and a dataset of all these values is specified in Appendices 1, 2 and 3. Several measures were made in lateral view, such as radius of sclerite base (r); heights of marginal brim (h_1), middle surface (h_2), and tuberculated surface (h_3); and slopes of marginal brim (tg α_1), middle surface (tg α_2), and tuberculated surface (tg α_3); as well as the width of tubercle base and tip diameters tubercles and the relationships computed were h/h_1 , h/h_2 , h/h_3 , r/h , tg α_1 , tg α_2 , tg α_3 , and base/tip. The measures are illustrated in Figure 2.2, and their values are included in Appendix 4 and Appendix 5.

Histograms were made to determine the diameter frequency (maximum diameter of the outer surface, D_{max}) measured in dorsal-view specimens and the height frequency (from base to

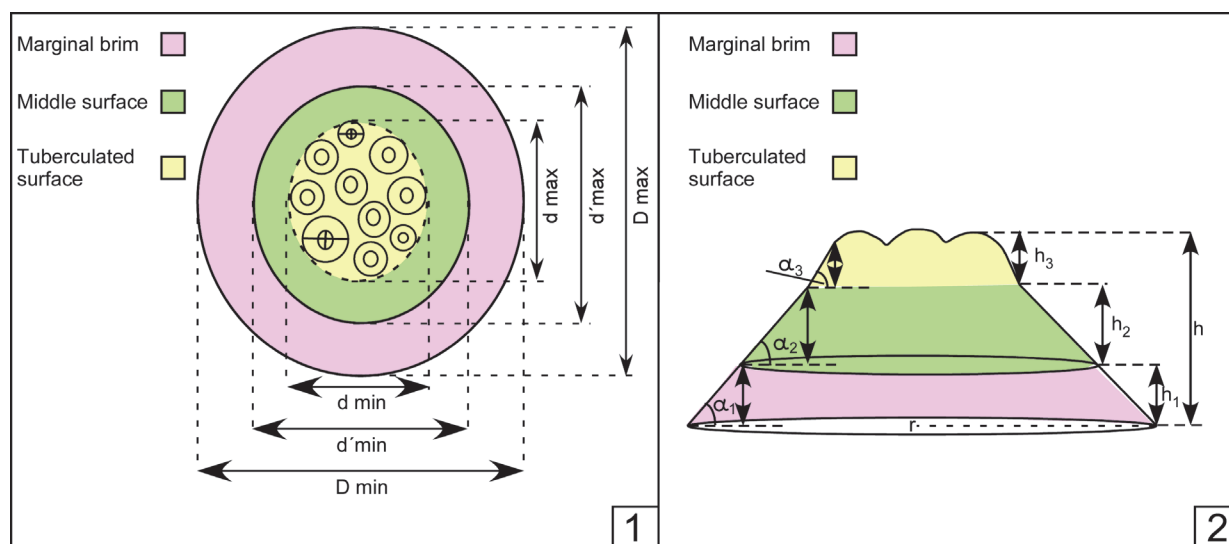


FIGURE 2. Principal parameters measured in dorsal (1) and lateral (2) views of *Hadimopanella oezgueli* sclerites from the Genestosa Member. Abbreviations: largest / shortest diameter of outline sclerite (D_{\max}/D_{\min}), middle surface (d'_{\max}/d'_{\min}) and tuberculated surface (d_{\max}/d_{\min}); height of marginal brim (h_1), middle surface (h_2), and tuberculated surface (h_3); slope of marginal brim (α_1), middle surface (α_2), and tuberculated surface (α_3); radius base (r).

the tip tubercle) measured in lateral-view specimens (Figure 3.1-2); the numerical values of histograms are summarized in Appendix 6.

Cluster analysis (following Ward, 1963) and principal coordinates analysis (PCoA; Gower, 1966) have been carried out to recognize morphotypes in dorsal and lateral views. The cluster analysis illustrated in Figures 4 and 5 include both new sclerites from the Genesosa Member (this work) and other sclerites referred to *H. oezgueli* from the Láncara Formation (van den Boogaard, 1983) in Spain, the Mila Formation of Iran (Wrona and Hamdi, 2001), the Monastery Creek Formation of Australia (Müller and Hinz-Schallreuter, 1993), the Campo Pisano Formation of Sardinia (Elicki, 2006), the Korrelasyonunda Formation (Gedik, 1977), where the holotype was described, and the Çal Tepe Formation (Gedik, 1989; Sarmiento et al., 2001) of Turkey, and the Ülgase-Kallavere Formation of Kirgizia (Märss, 1988). The Siberian sclerites appear in the Sinsk Formation and belong to the following classified species: sclerite from the dorsal side of the trunk (S1) in *Palaeoscolex lubovae* Ivantsov and Wrona, 2004 (*Wronascolex lubovae sensu* Ivantsov and Zhuravlev, 2005; in García-Bellido et al., 2013; Topper et al., 2010), sclerites (S2 and S3) of *Sahascolex labyrinthus* Ivantsov and Wrona, 2004 (*Corrallioscolex labyrinthus sensu* Ivantsov and Zhuravlev, 2005; in Topper et al., 2010), sclerites (S4 and S5) of

Palaeoscolex sp. Ivantsov and Wrona, 2004 or *Wronascolex* sp. *sensu* Ivantsov and Zhuravlev (2005) (see García-Bellido et al., 2013); Ps1, Ps2, and Ps3 represent different sclerite morphotypes from the ventral side of the trunk of *Palaeoscolex spinosus* Ivantsov and Wrona, 2004 (*Wronascolex spinosus sensu* Ivantsov and Zhuravlev, 2005; in García-Bellido et al., 2013; Topper et al., 2010).

Multivariate analyses were performed by statistics package PAST (Paleontological Statistics) version 1.97 Software (Hammer et al., 2001; Hammer and Harper, 2006).

Finally, spectral imaging by Scanning Electron Microscope (SEM) equipped with an energy-dispersive X-ray spectroscopy (EDS) method was performed to ascertain the chemical composition and to examine the internal structure of some sclerites.

RESULTS

Three statistical analyses of etched sclerites (histogram, cluster, and PCoA analyses) are described below.

Histogram Analysis

Sclerite-size frequency is assessed through dorsal-view measurements ($n=33$) in Figure 3.1. The observed D_{\max} size varies from 120 to 200 μm and the average diameter from 130 to 160 μm ,

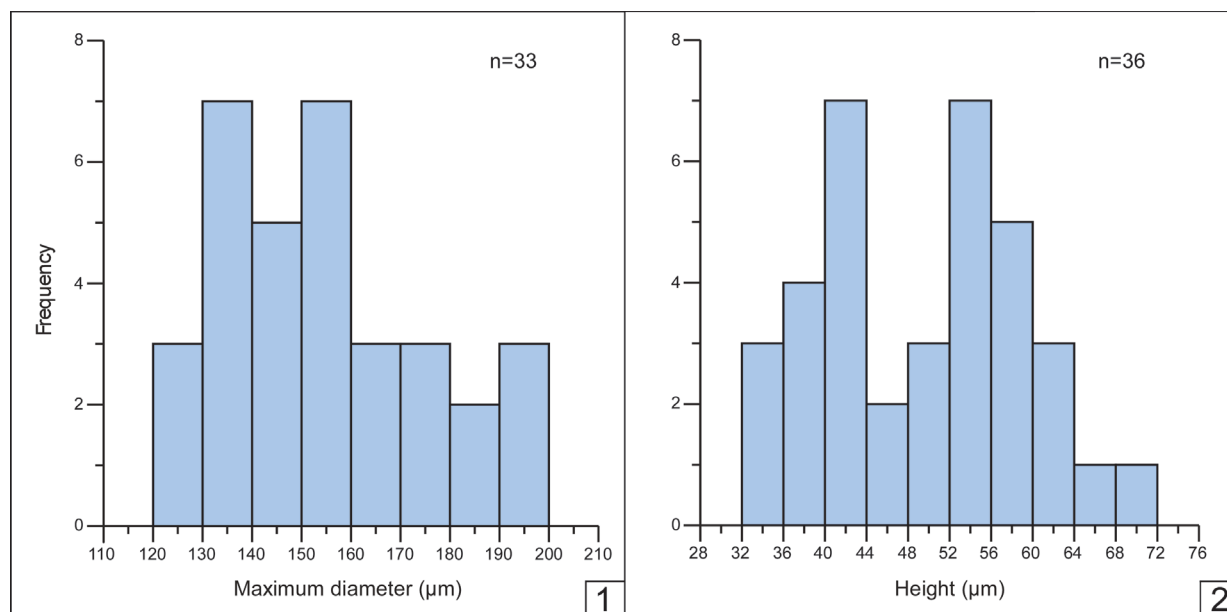


FIGURE 3. (1) Diameter frequency histogram (maximum diameter of outer surface, D max) of dorsal-view sclerites (n=33). (2) Height frequency histogram (from base to the tubercle tip) of lateral-view sclerites (n=36).

which represents 57% of the total selected sclerites. The size range fits well with the average size displayed by similar sclerites from the underlying Upper Lánacara Member (van den Boogaard, 1983), with a range of 80–250 µm. The sclerite height frequency histogram measured from the base to the tip of tubercles in lateral view (n=36) is illustrated in Figure 3.2. The height ranges between 32 and 72 µm; although most specimens are broadly distributed in two intervals, between 40–44 µm and 52–60 µm, which represent 52% of the total selected sclerites.

Cluster Analysis

The cluster analysis of dorsal-view sclerites allows identification of two distinct morphotypes (A and B), both subdivided into two submorphotypes, although submorphotype B is less distinct (Figure 4.1). These are described below following Müller and Hinz-Schallreuter's (1993) nomenclature:

1. Morphotype A (n=16) includes two submorphotypes, A1 (n=3) and A2 (n=13). Submorphotype A1 (Figures 4.1, 5.1-2) includes sclerites with an elliptical and highly eccentric tuberculated surface (or nodular face *sensu* Bengtson, 1977), by comparison with the overall outline. Diameter of A1 sclerites ranges between 149 and 177 µm; they have 7 to 12 tubercles (or nodes) with a basal diameter ranging from 19 to 34 µm in largest tubercles and near 14 µm in smallest tubercles.

Most of the tubercles occur on an outer row forming an ellipse with only 1–3 tubercles in the centre; they are very heterogeneous in size and show a markedly sharp tip, and an occasional striated flank; these sclerites present a striated marginal brim, 10–15 µm wide, and a “middle surface”, separating the tuberculated surface from the marginal brim, with an irregular width on average 20 µm. Submorphotype A2 (Figures 4.1, 5.3, 5.6-7, 5.10) includes sclerites, 114–191 µm in diameter, with a low eccentric, subelliptical-outlined tuberculated surface, which shows 8–15 tubercles (7–21 µm in diameter for smallest specimens, 16–39 µm in the largest ones); most of the tubercles are mainly placed on an outer row forming a circle or ellipse, although 1–3 tubercles can be closer to the centre. The tubercles are homogeneous in size and have a rounded tip with a striated flank; the brim, 3–31 µm wide, is also striated or grooved and occasionally wavy; the middle surface is subcircular in outline and 10–25 µm wide.

2. Morphotype B (n=17) includes submorphotypes B1 (n=3) and B2 (n=14). Submorphotype B1 sclerites (Figures 4.1, 5.11) are 138–166 µm in diameter and show a rounded and slightly eccentric tuberculated surface. This bears six or seven homogeneous tubercles separated by marked grooves; the marginal brim, 5–20 µm wide, is grooved; the middle

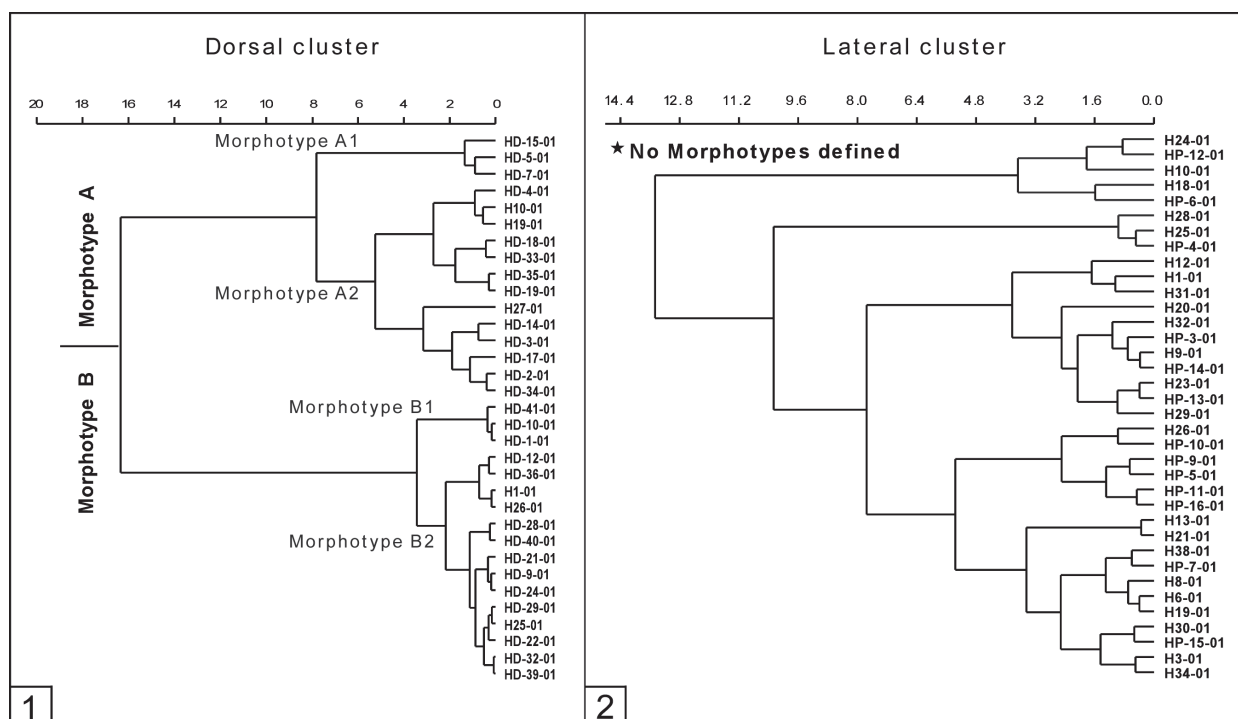


FIGURE 4. (1) Cluster diagram of dorsal-view (1) and lateral-view (2) sclerites; morphotypes A1, A2, B1, and B2 are identified in (1), whereas no morphotypes can be recognized in (2).

surface is on average 20 μm wide; this sub-morphotype has a broad middle surface in comparison with their marginal brim. Sclerites of type B2 (Figure 5.9, 5.14-16) are 116–168 μm in diameter, and show an eccentric and almost round or elliptical tuberculated surface. Some specimens exhibit a flat crest covered by a high number of tubercles (>25), which represents the diagnostic character of *Hadimopanella knappologica* (Bengtson, 1977, Figure 5.9, 5.15). Seven to 28 tubercles form one or two rings surrounding a cluster of up to four tubercles in the centre; the largest diameter of tubercles ranges between 11 and 32 μm and the smallest one between 9 and 23 μm . Tubercles display a high rounded tip and are either heterogeneous in size or homogeneous in the case of sclerites with a high number of tubercles. The brim, 5–17 μm wide, is striated or deeply grooved, and sometimes wavy. The width of the middle surface ranges between 10 and 27 μm on average.

Cluster analysis in lateral-view sclerites (Figure 4.2) does not identify distinct morphotypes. The morphotypes determined in dorsal view show no correlation with lateral morphotypes.

Principal Coordinate Analysis (PCoA)

In order to compare the morphotypes described above with other occurrences of *Hadimopanella oezgueli* from Gondwana and Siberia (see measurements of other illustrated articles sclerites and relationship parameters in Appendices 2-3), a Principal Coordinates Analysis (PCoA) has been carried out with all dorsal-view sclerites (Figure 6.1).

The analysis shows three broad groups (the above-mentioned A1-A2 and B1-B2, and the new C) plus two isolated sclerites (two ventral trunk-sided sclerites of *W. spinosus*, Ps1 and Ps2). The sclerites yielded by the Genestosa limestone interbeds fall into groups A and B; those from the Láncara and Ülgase-Kallavere formations into groups A, B, and C; those from the Mila and Monastery Creek formations into groups A and C; that from the Campo Pisano Formation into group A; and those from Turkey into group C.

The Siberian sclerites are distributed as follows: S and Ps3 (or "*Hadimopanella oezgueli*"-type) in groups A and C and sclerites Ps1 ("spiny coronata"-type) and Ps2 ("*knappologica*"-type; Bengtson, 1977) plot outside the three groups. As a result, different ventral-side trunk sclerites of a same scleritome comprise different sclerite mor-

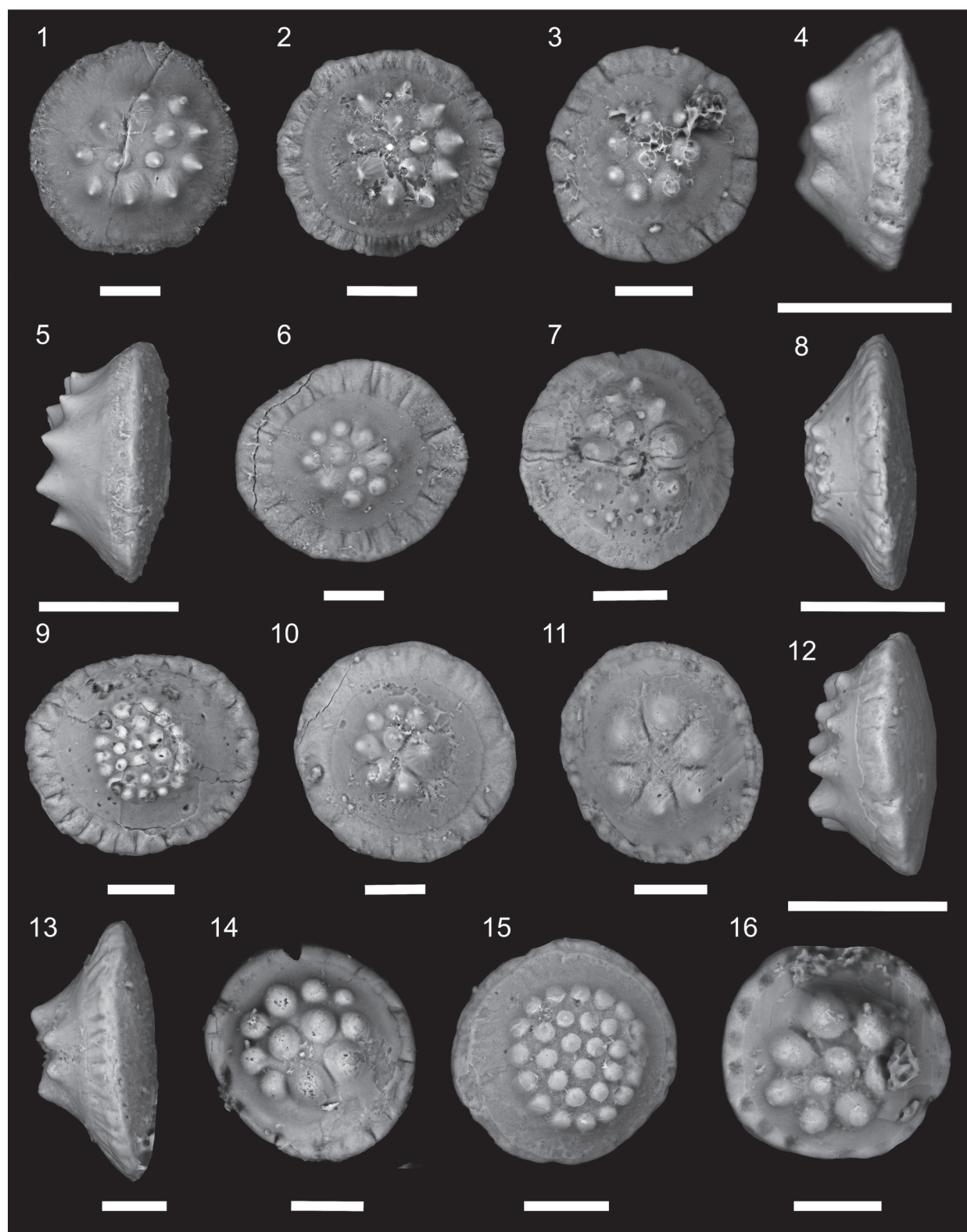


FIGURE 5. (1 to 16) SEM photographs of *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977 sclerites from the Genestosa Member, middle Caesaraugustan. (1–2) Morphotype A1; (3, 6–7, 10) Morphotype A2; (11) Morphotype B1; (9, 14–16) Morphotype. B2. (4–5, 8, 12–13) Lateral-view of sclerites; scale bars for dorsal views equal 50 μm and for lateral views scale bars equal 100 μm (except no. 13 =50 μm). Illustrated specimens are housed in the Instituto Geológico y Minero de España (IGME: MGM prefix), Spain: from MGM 1118K to MGM 1133K.

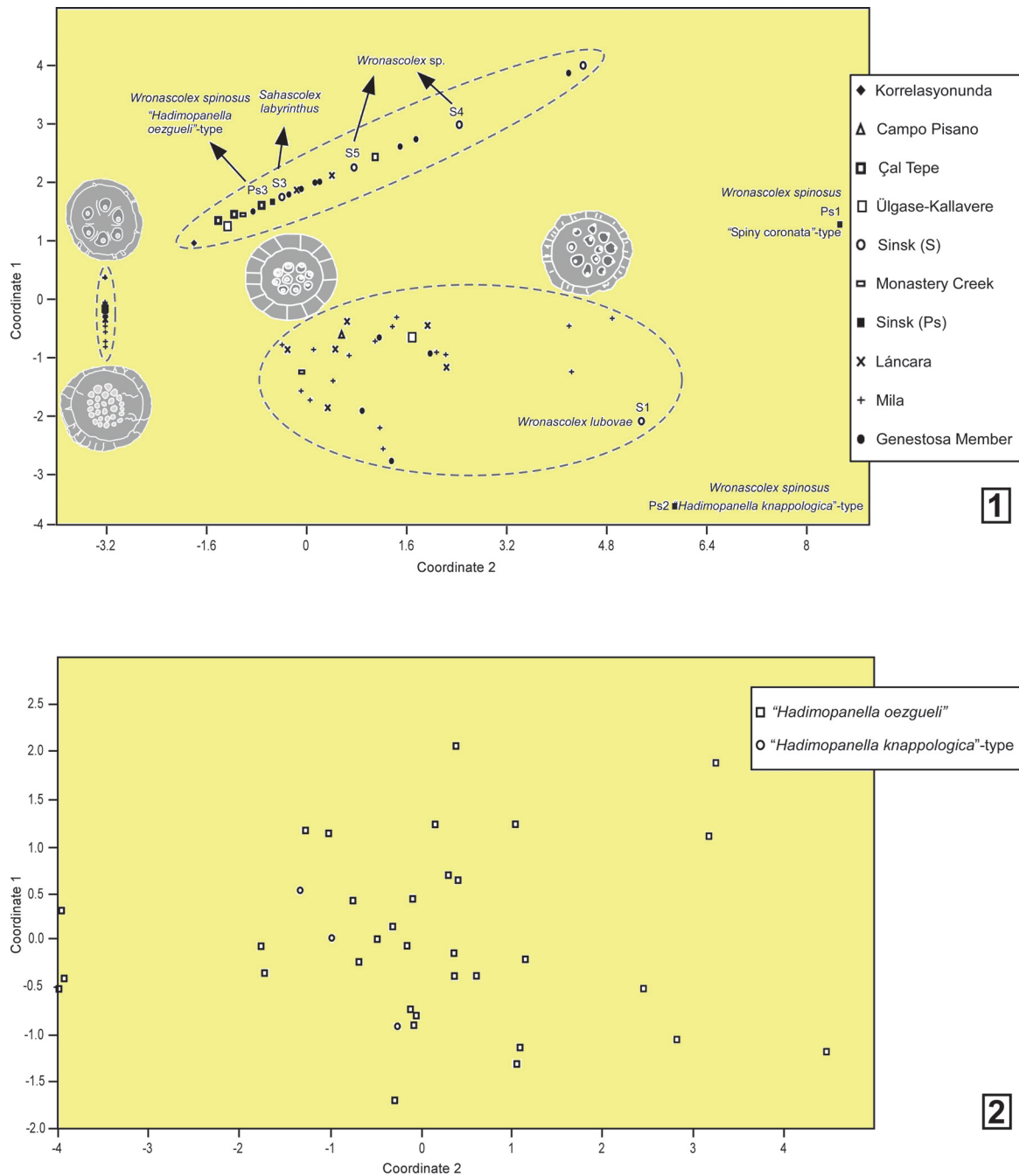


FIGURE 6. (1) Principal-coordinates diagram of dorsal-view sclerites from the Genestosa Member compared with other occurrences of *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977 from Gondwana and Siberia. (2) Principal-coordinates diagram of lateral-view sclerites from the Genestosa Member with indication of "*Hadimopanella knappologica*"-type sclerites.

phototypes, whereas one distinct sclerite morphotype occurs in different genera and species, as has been demonstrated in the case of *W. spinosus*, *W. sp.*, and *S. labyrinthus*.

A statistic test of consistency was applied to the above analysis based on ANOSIM (Analysis of Similarities) test. ANOSIM is a non-parametric test

to differentiate groups of multivariate data points (Hammer and Harper, 2006). It was applied to the two superclusters (morphotypes) identified above: with 1000 permutations, and using chord, Bray-Curtis, Morista, and Euclidean distance measures, the test statistic is consistently high ($R=0.91-0.96$) and the p value remains <0.0001 , proving signifi-

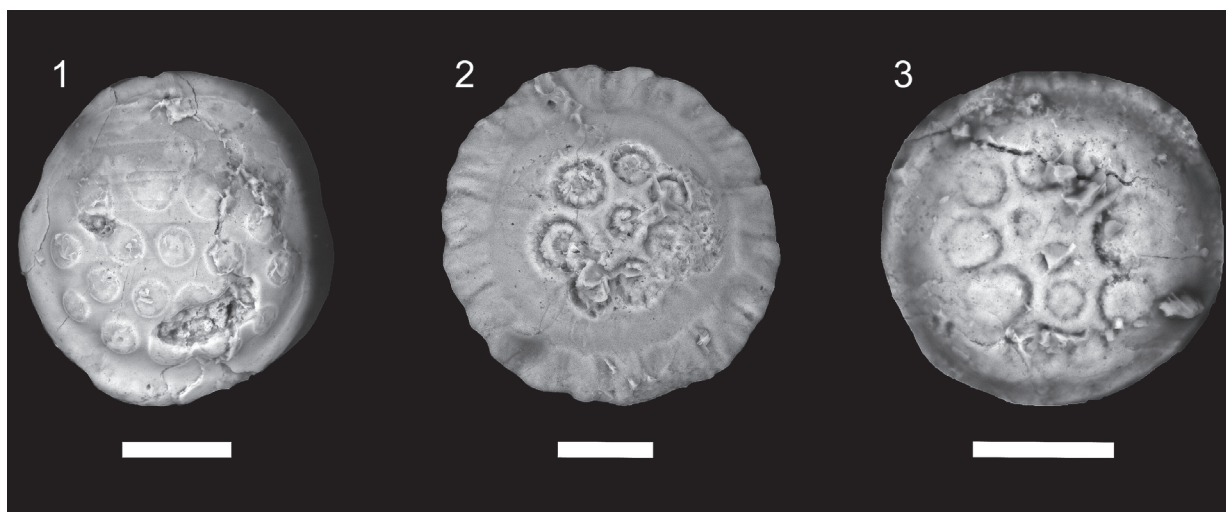


FIGURE 7. (1–3) Dorsal views of sclerites with eroded tubercles; only specimen 2 preserves its original marginal brim. Scale bars equal 50 μm (MGM 1134K to MGM 1136K).

cant differences between groupings and thus supporting the result of the cluster analysis.

By contrast, the principal coordinates diagram performed with lateral-view sclerites does not show any distinctive morphotypes (Figure 6.2). In general, all the samples are dispersed in a cloud. Some “*Hadimopanella knappologica*”-type sclerites may be distinctly identified in this diagram owing to their characteristic flat crest and high number of tubercles (Figure 5.8).

TAPHONOMIC CONSTRAINTS

Some sclerites display eroded facets, mainly affecting tubercles, whereas others exhibit both tubercles and marginal brim eroded (Figure 7.1-3). Selective abrasion of tubercles could be explained by ultrastructure and growth patterns, as tubercles are easily susceptible to loss in life of palaeoscoleccids since they grow by molting. The old cuticles overlying the new ones show tubercles dramatically eroded by friction (Müller and Hinz-Schallreuter, 1993: text figure 14) (Figure 7.2). In addition, eroded tubercles may reflect transport prior to definitive burial, which is consistent with their occurrence in storm-induced deposits.

The presence of chlorites both on the surface and within the *Hadimopanella* sclerites is well constrained by SEM analysis. The surface is rife with authigenic chlorites displayed in a honey-comb arrangement (Figure 8.1). In broken and corroded specimens, chlorite crystals occur seemingly replacing the original apatite (Figure 8.2). In addition, these chlorites also occur occluding internal fissure networks, clearly recognized in SEM by

their darker grey color (Figure 8.5). The cross-section of a well-preserved sclerite (Figure 8.3) allows identification of chlorite distribution in a selective way, depending on porosity or cracking in each surface area so that, in BSE analyses, chlorites (recognisable by mapping of Fe and Mg in yellow and white, respectively, Figure 8.4), are preferably located covering the tuberculated surface and the base of the marginal brim. In contrast, pristine apatite (see mapping of P and Ca elements in turquoise and white, respectively), which could represent the primary biomineral cuticle of the palaeoscoleccids (Harvey et al., 2010), forms the surface of the middle surface and the marginal brim. As a result, the preservation after diagenetic mineral replacement can be explained by its non-porous and massive character: the resulted phosphatic parts of the sclerite were less susceptible to be damaged by abrasion and affected by cement occlusion. In Figure 8.6, BSE of a crosscut specimen (see picture by SEM in Figure 8.5), has distinct chlorites occluding internal fissures, represented by Fe-Al in yellow and white, and original apatite composition, illustrated by P–Ca colors (turquoise and white, respectively).

CALM CLAYEY VS ENERGETIC SHELLY SUBSTRATES

Two types of middle Cambrian limestones have yielded *Hadimopanella* sclerites in the Cantabrian Mountains: the Barrios facies of the upper Láncara Member (van den Boogaard, 1983) and the interbedded storm-induced limestones of the

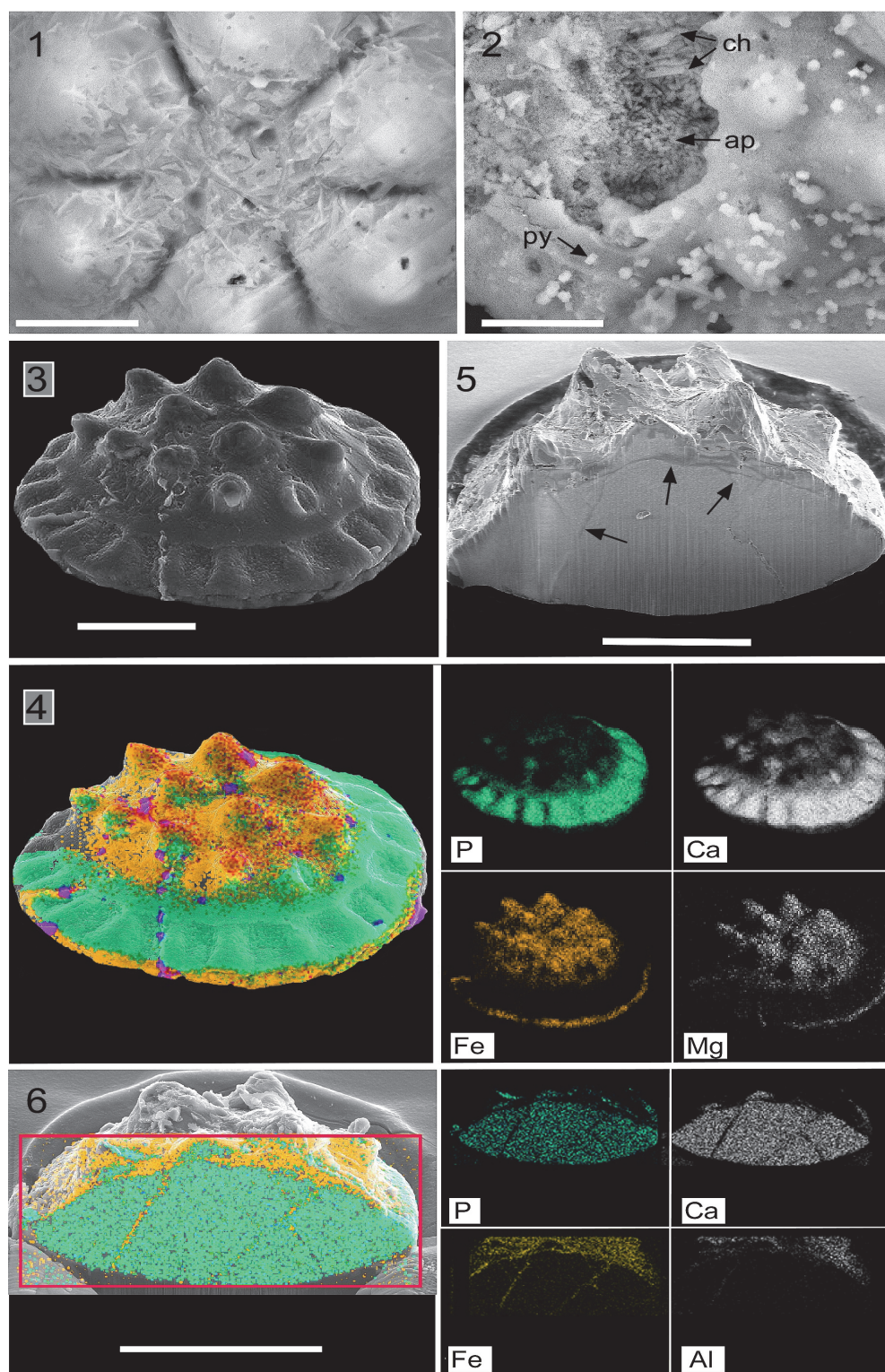


FIGURE 8. Fig. (1) Honey-comb arrangement of chlorites on the top of a sclerite (detail of Figure 5.11) MGM 1128K. (2) Chlorites embedded in the apatite (ap) framework of a corroded sclerite (arrowed) with diagenetic crystals of pyrite (py) and chlorite (ch), MGM 1104K. (3) Complete sclerite, MGM 1137K. (4) BSE analysis of previous sclerite with chlorite arrangement marking porous and fissured areas. (5). Lateral section of sclerite showing fissure network (arrowed), MGM 1138K. (6) BSE analysis of previous sclerite with chlorites occluding the internal fissure network. Scale bars: 1-2 equal 20 µm; 3-4 equal 100 µm; 5 equals 40 µm; 6 equals 60 µm.

overlying Genestosa Member, Oville Formation (this paper).

The Barrios or griotte facies, up to 30 m thick, consists of centimetre-thick alternations of reddish to purple, nodular and bedded limestone/shale couplets. They represent episodes of shelly carbonate productivity on synsedimentary palaeohighs, finally sealed by the shale-dominated Genestosa Member. Drowning and subsequent transgression of the palaeohighs led to a distinct change in benthic fauna, from echinoderm-rich to trilobite-brachiopod-rich fossil assemblages (Wotte, 2009b). *Hadimopanella* sclerites were found in the upper part of the Barrios facies in Los Barrios de Luna and Valdoré (Fernández-Remolar, 2001, van den Boogaard 1983) in shelly substrates representative of shoreface environments under persistent wave action (Álvaro et al., 2000; Álvaro and Clausen, 2005; Wotte et al., 2007).

The Genestosa Member, c. 350 m thick, consists of burrowed greenish claystone beds with abundant centimetre- to decimetre-thick carbonate interbeds and nodules, including shelly wackestone-packstone and laminated calcisiltites. Carbonate interbeds provide evidence for episodic storm deposits. The general depositional environment of the Genestosa Member is envisaged as an offshore-dominated, gently northwardly sloping clayey shelf. The platform bordered in the SE with a sandy shoreline that diachronously prograded leading to the onset of sandstone wedge interbeds (e.g., the so-called “simula sandstone”; Zamarréño, 1972). The episodic record of vigorous burrowing, among other factors, allowed sedentary fauna (mainly eocrinoids and sponges) to proliferate. Turbidity was another limiting factor due to the coexistence of autochthonous epibenthic assemblages of normal-eyed and blind trilobites (the so-called conocoryphid biofacies; Álvaro and Vizcaíno, 2003). In bottom conditions of increasing sedimentation rates and turbidity, muds lacking cohesion are easily re-suspended to generate high-turbidity conditions. As a result, mud suspended in water may have greatly reduced the amount of light reaching the seafloor, and dark to dimly lit substrate conditions may be formed.

Errant palaeoscolecid worms were vagile colonizers of both high-energy shelly substrates (firm carbonate substrates consolidated by early-diagenetic cementation processes, see Zamora et al., 2010) and low-energy clayey substrates (subsequently reworked by tempestites) across the Leonian-Caesaraugustan. Their preservation is not dependent on the kind of seafloor, but on taphonomic

constraints. Both wave and storm action exerted their influence upon benthic communities and must be considered as primary agents of substrate modification and episodic physical disturbances. Storms generated winnowing leading to shell-bed formation by initiating shelly pavements on an otherwise soft substrate. This distribution resulted in the patchy development of epibenthic multispecies clumps on shell grounds.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Sclerites of *Hadimopanella oezgueli* yielded by the Genestosa limestone interbeds (middle Cambrian) of the Oville Formation (Cantabrian Mountains) show a widespread morphological variability. Variable parameters include the number of dorsal tubercles (a single circle with 2–15 tubercles) and a variable number of central tubercles (even their absence); a variable eccentricity of the tuberculate surface; a variable relative width of the marginal brim, middle, and tuberculated surfaces; and a variable diameter and upper end (acute vs rounded) of dorsal tubercles.

The taxonomic connection between disarticulated sclerites and scleritomes depends on the proper preservation of the former and statistical analyses, like those made in this paper. These allow characterization of parataxonomic diversity in a same stratigraphic level. After statistical comparison with other palaeoscolecid taxa bearing sclerites of *H. oezgueli*, it is possible to conclude that different ventral-sided sclerites of a same scleritome comprise different (ventral trunk) sclerite morphotypes, whereas one distinct sclerite morphotype occurs in different genera and species. These results confirm in a representative way that the diagnostic features that characterize the parataxon *H. oezgueli* have serious difficulties to establish any (bio)taxonomic classification for palaeoscolecidan (scleritome-based) worms. Therefore, the diagnostic characters of isolated sclerites, such as those of the parataxon *H. oezgueli*, must be not taken into consideration for diagnosing scleritome taxa, and the parataxon *H. oezgueli* should not be used for (bio) taxonomic purposes.

Two parallel taxonomic classifications are currently applied to palaeoscolecidan complete scleritomes and disarticulated sclerites. Three sclerite-based parataxa are formally erected, *Milaculum*, *Hadimopanella* and *Kaimenella* (e.g., Gedik, 1977; Hinz et al., 1990; Müller, 1973; van de Boogaard, 1983), based on specific external ornamentation patterns. By contrast, taxonomy of complete scler-

itomes (Bengtson, 1985) has been achieved based on partial scleritome. Although the ontogeny of palaeoscolecid is suspected to be complex (Botting et al., 2012; Brock and Cooper, 1993; Topper et al., 2010), the transition from juvenile to adult stages is not characterized by any significant change in the shape or size of sclerites. Only the interspace between single plates gradually increases during the ontogeny because of an incomplete development of cuticular structures (Zhuravlev et al., 2011).

The occurrence of palaeoscolecidan sclerites does not depend on the kind of substrate (clayey vs. shelly) since palaeoscolecids lived on both calm and energetic substrates. By contrast, their abundance is dramatically constrained by taphonomic processes (including occlusion of diagenetic fissures by chlorite) and the possibility of etching extraction.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the useful revision made by two anonymous referees. This paper is a contribution to projects CGL2010-19491, CGL2013-48877 and GCL2011-24516 from Spanish MINECO and EU-FEDER. J.E. is supported by European Social fund and Ministry of Education Youth and Sport, Czech Republic (Ref.CZ. 1.07/2.3.00/30.0013). S.Z. is funded by a Ramón y Cajal Grant (RYC-2012-10576).

REFERENCES

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J., and Ram, S.J. 2004. Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7):36–42.
- Álvarez, J.J. 2007. New ellipsocephalid trilobites from the lower Cambrian member of the Láncara Formation, Cantabrian Mountains, northern Spain. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 34:343–355.
- Álvarez, J.J. and Clausen, S. 2005. Major geodynamic and sedimentary constraints on the chronostratigraphic correlation of the Lower-Middle Cambrian transition in the western Mediterranean region. *Geosciences Journal*, 9:145–160.
- Álvarez, J.J. and Vizcaíno, D. 2003. The conocoryphid biofacies, a benthic assemblage of normal-eyed and blind trilobites. *Special Papers on Palaeontology*, 70:127–140.
- Álvarez, J.J., Vennin, E., Moreno-Eiris, E., Perejón, A., and Bechstädt, T. 2000. Sedimentary patterns across the Lower-Middle Cambrian transition in the Esla nappe (Cantabrian Mountains, northern Spain). *Sedimentary Geology*, 137:43–61.
- Álvarez, J.J., Zamora, S., Clausen, S., Vizcaíno, D. and Smith, A.B. 2013. The role of abiotic factors in the Cambrian Substrate Revolution: A review from the benthic community replacements of West Gondwana. *Earth-Science Reviews*, 118:69–82.
- Aramburu, C. and García Ramos, J.C. 1993. La sedimentación cambro-ordovícica en la Zona Cantábrica (NO de España). *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 19:45–73.
- Aramburu, C., Truyols, J., Arbizu, M., Méndez-Bedia, I., Zamarreño, I., García-Ramos, J. C., Suárez de Centi, C., and Valenzuela, M. 1992. El Paleozoico Inferior de la Zona Cantábrica. p. 397–422. In Gutiérrez-Marco, J.C., Saavedra, C. and Rábano, I. (eds.), *Paleozoico Inferior de Ibero-América*, UNEX Press, Mérida.
- Bendix-Almgren, S.E. and Peel, J.S. 1988. *Hadimopanella* from the Lower Cambrian of North Greenland: structure and affinities. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 37:83–103.
- Bengtson, S. 1977. Early Cambrian button-shaped phosphatic microfossils from the Siberian Platform. *Palaeontology*, 20:751–762.
- Bengtson, S. 1985. Taxonomy of disarticulated fossils. *Journal of Paleontology*, 59:1350–1358.
- Botting, J.P., Muir, L.A., Van Roy, P., Bates, D., and Upton, C. 2012. Diverse Middle Ordovician palaeoscolecidan worms from the Builth-Llandrindod inlier of central Wales. *Palaeontology*, 55:501–528.
- Brock, G.A. and Cooper, B.J. 1993. Shelly fossils from the Early Cambrian (Toyonian) Wirrealpa, Aroona Creek, and Ramsay limestones of South Australia. *Journal of Paleontology*, 67:758–787.
- Clausen, S. and Álvarez, J.J. 2006. Skeletonized microfossils from the Lower-Middle Cambrian transition of the Cantabrian Mountains, northern Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51:223–238.
- Conway Morris, S. 1997. The cuticular structure of the 495-Myr-old type species of the fossil worm *Palaeascolex*, *P. piscatorum* (?Priapulida). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 119:69–82.
- Conway Morris, S. and Peel, J.S. 2010. New palaeoscolecidan worms from the Lower Cambrian: Sirius Passet, Latham Shale and Kinzers Shale. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55:141–156.
- Conway Morris, S. and Robison, R.A. 1986. Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain. *University of Kansas Paleontological Contributions*, 9:1–22.
- Elicki, O. 2006. Microbiofacies analysis of Cambrian offshore carbonates from Sardinia (Italy): environment reconstruction and development of a drowning carbonate platform. *Carnets de Géologie*, 2006:1–26.
- Fernández-Remolar, D. 2001. Nota sobre la distribución estratigráfica de *Hadimopanella* Gedik, 1977 (microescleritos de paleoscolecidos), en el Cámbrico. *Revista Española de Micropaleontología*, 33:113–121.

- García-Bellido, D.C., Paterson, J.R., and Edgecombe, G.D. 2013. Cambrian palaeoscolecid (Cycloneuralia) from Gondwana and reappraisal of species assigned to *Palaeoscolex*. *Gondwana Research*, 24:780–795.
- Gedik, I. 1977. Conodont stratigraphy in the Middle Taurus. *Bulletin of the Geological Society of Turkey*, 20:35–48. (In Turkish)
- Gedik, I. 1989. Hadimopanellid biostratigraphy in the Cambrian of the Western Taurids: A new biostratigraphic tool in the subdivision of Cambrian System. *Geological Bulletin of Turkey*, 32:65–78. (In Turkish)
- Gower, J.C. 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53:325–338.
- Hammer, Ø. and Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell, Oxford, 351 p.
- Hammer, M.F., Karafet M.T., Redd A.J., Jarjanazi H., Santachiara-Benerecetti, A.S., Soodyall, H., and Zegura, S.L. 2001. Hierarchical patterns of global human Y-chromosome diversity. *Molecular Biology Evolution*, 18:1189–1203.
- Han, J., Liu, J.N., Zhang, Z.F., Zhang, X.L., and Shu, D.G. 2007a. Trunk ornamentation on the palaeoscolecid worms *Cricocosmia* and *Tabelliscolex* from the Early Cambrian Chengjiang deposits of China. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52:423–431.
- Han, J., Yang, Y., Zhang, Z.F., Liu, J.N., and Degan, D.G. 2007b. New observations on the palaeoscolecid worm *Tylotites petiolaris* from the Cambrian Chengjiang Lagerstätte, south China. *Paleontological Research*, 11:59–69.
- Han, J., Zhang, Z.F., Liu, J., and Shu, D.G. 2007c. Evidence of priapulid scavenging from the Early Cambrian Chengjiang deposits, Southern China. *Palaos*, 22:691–694.
- Harvey, T.H.P., Dong, X.P., and Donoghue, P.C.J. 2010. Are palaeoscolecids ancestral ecdysozoans? *Evolution & Development*, 12:177–200.
- Hinz, I., Kraft, P., Mergl, M., and Müller, K.J. 1990. The problematic *Hadimopanella*, *Kaimenella*, *Milaculum* and *Utahphospha* identified as sclerites of Palaeoscolecida. *Lethaia*, 23:217–221.
- Hou, X. and Bergström, J. 1994. Palaeoscolecid worms may be nematomorphs rather than annelids. *Lethaia*, 27:11–17.
- Ivantsov, A.Yu. and Wrona, R. 2004. Articulated palaeoscolecid sclerite arrays from the Lower Cambrian of eastern Siberia. *Acta Geologica Polonica*, 54:1–22.
- Ivantsov, A.Yu. and Zhuravlev, A.Yu. 2005. Cephalorhynchs, p. 61–72. In Pomarenko, A.G. (ed.), *Unikalnye sinskiye mestonakhozhdeniya rannekembriyskikh organizmov*. Trudy Paleontologicheskogo Instituta, Moscow. (In Russian)
- Kraft, P. and Mergl, M. 1989. Worm-like fossils (Palaeoscolecida; ?Chaetognatha) from the Lower Ordovician of Bohemia. *Sborník geologických věd Paleontologie*, 30:9–36.
- Liñán, E., Perejón, A., and Sdzuy, K. 1993. The Lower-Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geological Magazine*, 130:817–833.
- Märss, T. 1988. Early Palaeozoic hadimopanellids of Estonia and Kirgizia (USSR). *Proceedings of the Academy of Sciences of the Estonian SSP, Geology*, 37:10–17.
- Müller, K.J. 1973. *Milaculum* n. gen., ein phosphatisches Mikrofossil aus dem Altpalaeozoikum. *Paläontologische Zeitschrift*, 47:217–228.
- Müller, K.J. and Hinz-Schallreuter, I. 1993. Palaeoscolecid worms from the Middle Cambrian of Australia. *Palaeontology*, 36:543–592.
- Peel, J.S. and Larsen, N.H. 1984. *Hadimopanella apicata* from the Lower Cambrian of western North Greenland. *Rapport Grønlands Geologiske Undersøgelse*, 121:89–96.
- Perejón, A. and Moreno-Eiris, E. 2003. Arqueociatos del Bilbiliense (Cámbrico Inferior) del manto del Esla, Cordillera Cantábrica, Norte de España. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, 98:51–71.
- Robison, R.A. 1969. Annelids from the Middle Cambrian Spence Shale of Utah. *Journal of Paleontology*, 43:1169–1173.
- Sarmiento, G.N., Fernández-Remolar, D., and Göncüoğlu, C. 2001. Cambrian small shelly fossils from the Çal Tepe Formation, Taurus Mountains, Turkey. *Coloquios de Paleontología*, 52:117–134.
- Sdzuy, K. 1968. Trilobites del Cámbrico Medio de Asturias. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 1:77–135.
- Sdzuy, K. 1995. Acerca del conocimiento actual del Sistema Cámbrico y del límite Cámbrico Inferior-Medio, p. 253–263. In Gámez Vintaned, J.A. and Liñán, E. (eds.), *La expansión de la vida en el Cámbrico*. Institución 'Fernando el Católico', Zaragoza.
- Topper, T.P., Brock, G.A., Skovsted, C.B., and Paterson, J.R. 2010. Palaeoscolecid scleritome fragments with *Hadimopanella* plates from the early Cambrian of South Australia. *Geological Magazine*, 147:86–97.
- Ulrich, E.O. 1878. Observations on fossil annelids and descriptions of some new forms. *Journal of the Cincinnati Society of Natural History*, 1:87–91.
- van den Boogaard, M. 1983. The occurrence of *Hadimopanella oezgueli* Gedik in the Láncara Formation in NW Spain. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series B*, 86:331–341.
- van den Boogaard, M. 1988. Some data on *Milaculum* Müller, 1973. *Scripta Geologica*, 88:1–25.
- van den Boogaard, M. 1989a. A problematic microfossil, *Hadimopanella? coronata* sp. nov., from the Ordovician of Estonia. *Rijksmuseum van Geologie en Mineralogie Series B*, 92:179–190.
- van den Boogaard, M. 1989b. Isolated tubercles of some Palaeoscolecida. *Scripta Geologica*, 90:1–12.

- van der Meer Mohr, C.G. 1969. The stratigraphy of the Cambrian Láncara Formation between the Luna river and the Esla river in the Cantabrian Mountains, Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, 43:233–316.
- Ward, J.H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistical Association*, 58:236–244.
- Whittard, W.F. 1953. *Palaeoscolex piscatorum* gen. et sp. nov., a worm from the Tremadocian of Shropshire. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 109:125–35.
- Wills, M.A., Gerber, S., Ruta, M., and Hughes, M. 2012. The disparity of priapulid, archaeopriapulid and palaeoscolecoid worms in the light of new data. *Journal of Evolutionary Biology*, 25:2056–2076.
- Wotte, T. 2006. New Middle Cambrian molluscs from the Láncara Formation of the Cantabrian Mountains (north-western Spain). *Revista Española de Paleontología*, 21:145–158.
- Wotte, T. 2009a. The youngest cambroclaves: *Cambroclavus absonus* from the Middle Cambrian of the Cantabrian zone (northwest Spain). *Journal of Paleontology*, 83:128–134.
- Wotte, T. 2009b. Re-interpretation of a Lower-Middle Cambrian West Gondwanan ramp depositional system: a case study from the Cantabrian Zone (NW Spain). *Facies*, 55:473–487.
- Wotte, T. and Mergl, M. 2007. Brachiopods from the Lower-Middle Cambrian Láncara Formation of the Cantabrian Mountains, Northwest Spain. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists*, 33:101–122.
- Wotte, T., Álvaro, J.J., Shields, G.A., Brasier, M., and Veizer, J. 2007. C-, O- and Sr-isotope stratigraphy across the Lower-Middle Cambrian transition of the Cantabrian Mountains (Spain) and the Montagne Noire (France), West Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 256:47–70.
- Wrona, R. 1982. Early Cambrian phosphatic microfossils from southern Spitsbergen (Horsund region). *Palaeontologia Polonica*, 43:9–16.
- Wrona, R. 1987. Cambrian microfossil *Hadimopanella* Gedik from glacial erratics in West Antarctica. In Gazdzicki, A. (ed.), *Palaeontological Results of the Polish Antarctic Expeditions, Part I. Palaeontologia Polonica*, 49:37–48.
- Wrona, R. and Hamdi, B. 2001. Palaeoscolecoid sclerites from the Upper Cambrian Mila Formation of the Shahmirzad section, Alborz Mountains, northern Iran. *Acta Geologica Polonica*, 51:101–107.
- Zamarreño, I. 1972. Las litofacies carbonatadas del Cámbrico de la Zona Cantábrica (NW España) y su distribución paleogeográfica. *Trabajos Geológicos, Universidad de Oviedo*, 5:1–118.
- Zamora, S., Clausen, S., Álvaro, J.J., and Smith, A.B. 2010. Pelmatozoan echinoderms as colonizers of carbonate firmgrounds in mid-Cambrian high energy environments. *Palaos*, 25:764–768.
- Zhang, X.G. and Pratt, B.R. 1996. Early Cambrian palaeoscolecoid cuticles from Shaanxi, China. *Journal of Paleontology*, 70:275–279.
- Zhuravlev, A.Yu., Gámez Vintaned, J.A., and Liñán, E. 2011. The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa. *Palaeontographica Canadiana*, 31:177–204.

APPENDIX 1.

Absolute measures of *Hadimopanella oezgueli* dorsal-view sclerites from the Genestosa Member (PDF only).

APPENDIX 2.

Absolute measures of *Hadimopanella oezgueli* dorsal-view sclerites from other published papers (PDF only).

APPENDIX 3.

Dorsal relationships used in the establishment of morphotypes of *Hadimopanella oezgueli* from the Genestosa Member and other occurrences from published reports.

Dorsal name	Diameter relation			Diameter base surface	Diameter tuberculated surface	Eccentric deviation (ed)	n°tubercles/dme	Feature of tubercles		
	Dme / dme	Dme-d'me/D	d'-d/D	Dmax / Dmin	dmax / dmin	ed/dmax		ø largest tubercle / ø tip	ø smallest tubercle / ø tip	ø largest tubercle / ø smallest tubercle
HD-18-01	1.991	0.247	0.251	1.036	1.125	0.006	0.114	2.160	2.906	1.705
HD-3-01	1.390	0.146	0.135	1.050	1.235	0.090	0.129	4.460	3.215	1.631
HD-2-01	1.471	0.143	0.177	1.055	1.181	0.084	0.113	4.069	2.132	2.092
HD-34-01	1.839	0.196	0.261	1.042	1.294	0.103	0.000	3.712	2.208	2.157
HD-33-01	1.681	0.187	0.218	1.022	1.120	0.097	0.129	2.187	2.550	2.047
HD-5-01	2.088	0.276	0.245	1.111	1.182	0.238	0.098	6.153	4.300	1.951
HD-7-01	1.748	0.195	0.233	1.094	1.131	0.122	0.135	7.036	4.047	1.156
HD-21-01	1.460	0.096	0.219	1.046	1.082	0.082	0.311	–	–	1.602
HD-22-01	1.621	0.194	0.189	1.147	1.015	0.094	0.181	–	–	1.270
H1-01	1.558	0.155	0.203	1.109	1.057	0.083	0.117	–	–	2.800
H26-01	1.589	0.154	0.216	1.026	1.142	0.090	0.108	–	–	2.581
HD-9-01	1.644	0.164	0.228	1.086	1.196	0.069	0.124	–	–	1.581
HD-29-01	1.612	0.088	0.291	1.079	1.183	0.065	–	–	–	1.376
HD-12-01	1.524	0.100	0.244	1.028	1.236	0.052	0.175	–	–	1.967
H25-01	1.690	0.108	0.300	1.187	1.133	0.220	–	–	–	1.455
HD-10-01	1.607	0.167	0.211	1.091	1.210	0.089	–	–	–	–
HD-28-01	2.177	0.169	0.372	1.181	1.081	0.143	0.178	–	–	1.486
HD-24-01	1.780	0.123	0.315	1.089	1.100	0.128	0.136	–	–	1.766
HD-32-01	1.672	0.151	0.251	1.254	1.029	0.127	–	–	–	1.005
HD-39-01	1.672	0.113	0.163	1.254	1.029	0.126	–	–	–	1.070
HD-36-01	1.781	0.203	0.235	1.091	1.143	0.044	–	–	–	2.180
HD-1-01	1.681	0.082	0.323	1.109	1.038	0.048	–	–	–	–
HD-35-01	1.888	0.279	0.192	1.042	1.059	0.041	0.084	2.698	4.380	1.512
HD-14-01	1.369	0.065	0.205	1.187	1.267	0.032	0.084	4.002	2.415	1.141
HD-17-01	2.241	0.299	0.255	1.038	1.039	0.052	0.096	4.639	2.549	2.854
HD-15-01	1.576	0.121	0.245	1.047	1.158	0.055	0.107	6.631	3.336	2.369
H27-01	1.611	0.216	0.164	1.016	1.381	0.052	–	3.258	1.611	4.403
HD-4-01	2.404	0.314	0.270	1.074	1.172	0.049	0.128	2.264	1.756	1.658
HD-19-01	2.019	0.267	0.238	1.119	1.131	0.057	0.107	2.799	4.080	1.305
H10-01	1.880	0.283	0.185	1.034	1.023	0.062	0.146	2.614	2.177	1.471
H19-01	2.302	0.334	0.231	1.091	1.145	0.062	0.120	3.130	2.408	1.756
HD-41-01	1.999	0.242	0.258	1.074	1.150	0.022	–	–	–	–
HD-40-01	2.080	0.203	0.317	1.121	1.103	0.017	0.320	–	–	1.222
Mila1	1.690	0.221	0.187	1.086	1.113	0.114	0.032	5.645	–	–
Mila2	1.577	0.129	0.236	1.024	1.185	0.056	0.110	2.665	4.732	1.348
Mila3	1.960	0.256	0.234	1.063	1.083	0.026	0.057	4.167	3.231	1.216
Mila4	2.153	0.221	0.314	1.115	1.134	0.288	0.071	3.573	2.609	1.128

Mila5	1.959	0.247	0.243	1.123	1.090	0.140	0.106	3.583	–	–
Mila6	1.651	0.326	0.069	1.051	1.105	0.165	0.106	2.677	3.705	1.226
Mila7	1.665	0.209	0.190	1.032	1.087	0.136	0.049	2.688	–	–
Mila8	1.820	0.289	0.162	1.027	1.096	0.174	0.065	5.354	–	–
Mila9	1.730	0.294	0.129	1.161	1.034	0.240	0.065	3.379	–	–
Mila10	1.812	0.280	0.168	1.320	1.197	0.237	0.054	3.873	–	–
Mila11	1.678	0.111	0.293	1.110	1.113	0.122	0.128	8.379	–	–
Mila12	1.602	0.251	0.125	1.044	1.104	0.160	0.099	3.896	–	–
Ülgase-Kallavere1	1.566	0.158	0.203	1.093	1.050	0.164	0.024	–	–	1.338
Ülgase-Kallavere2	1.652	0.153	0.242	1.086	1.074	0.041	0.054	2.247	–	–
Ülgase-Kallavere3	1.563	0.197	0.163	1.192	1.281	0.118	0.044	4.057	2.829	1.230
Ülgase-Kallavere4	1.524	0.186	0.157	1.059	1.047	0.075	0.049	4.907	–	–
Ülgase-Kallavere5	1.398	0.217	0.068	1.081	1.038	0.078	0.058	–	–	1.291
Láncara1	1.657	0.192	0.205	1.019	1.156	0.110	0.119	2.362	1.766	1.994
Láncara2	1.680	0.191	0.214	1.123	1.025	0.023	0.089	2.991	2.214	1.770
Láncara3	1.865	0.194	0.270	1.022	1.127	0.071	0.112	0.000	–	1.664
Láncara4	1.715	0.226	0.191	1.159	1.007	0.055	0.100	3.332	1.976	1.431
Láncara5	1.613	0.197	0.184	1.173	1.014	0.012	0.060	2.220	3.406	1.197
Láncara6	1.639	0.262	0.128	1.153	1.089	0.067	0.020	4.227	3.677	1.048
Láncara7	1.425	0.169	0.129	1.067	1.148	0.078	0.052	3.548	–	–
Láncara8	1.291	0.110	0.115	1.455	1.367	0.087	0.059	4.441	2.636	1.508
Láncara9	1.681	0.249	0.156	1.260	1.110	0.060	0.102	4.083	–	–
Sinsk S1	1.557	0.218	0.139	1.126	1.054	0.126	0.178	6.582	5.881	1.506
Sinsk S2	1.314	0.121	0.118	1.094	1.054	0.079	0.289	8.637	–	–
Sinsk S3	1.387	0.089	0.190	1.059	1.063	0.086	0.316	3.258	–	–
Sinsk S4	1.874	0.203	0.263	1.208	1.265	0.255	0.189	6.426	–	–
Sinsk S5	1.949	0.189	0.298	1.110	1.105	0.026	0.214	4.521	–	–
Korrelasyon unda1	1.681	0.224	0.181	1.069	1.104	0.044	0.043	1.550	–	–
Sinsk Ps1	1.804	0.312	-0.134	1.037	1.093	0.727	0.190	11.080	4.179	1.157
Sinsk Ps2	1.565	0.273	-0.088	1.039	1.263	0.095	0.257	6.338	7.454	1.804
Sinks Ps3	1.817	0.227	-0.223	1.009	1.073	2.192	0.146	2.898	–	–
Monastery Greek1	0.745	0.185	0.168	1.142	1.224	0.110	0.437	2.164	2.630	1.200
Monastery Greek2	0.563	0.956	0.000	1.098	1.096	0.019	0.163	2.463	–	–
Campo Pisano	1.068	0.318	0.179	1.071	1.070	0.272	0.208	3.171	2.090	1.654
Çal Tepe 1	0.637	0.158	0.028	1.139	1.058	0.012	–	2.166	–	–
Çal Tepe 2	0.886	0.158	0.243	1.103	1.095	0.014	0.180	2.308	–	–
Çal Tepe 3	0.896	0.242	0.167	1.116	1.065	0.076	0.115	2.851	–	–

APPENDIX 4.

Absolute measures of *Hadimopanella oezgueli* lateral-view sclerites from the Genestosa Member.

Lateral name	ht	h	h1	h2	h3	d	r	$\alpha 1$	$\alpha 2$	$\alpha 3$
H38-01	55.671	40.523	11.654	12.266	16.603	138.81	69.405	30.583	48.013	50.711
H29-01	73.037	61.696	16.302	13.993	31.401	139.681	69.8405	56.564	52.5	39.145
H13-01	51.809	42.183	9.01	17.998	15.175	129.416	64.708	36.858	36.417	44.36
H32-01	60.671	37.346	13.414	9.935	13.997	140.827	70.4135	47.757	36.031	–
H21-01	64.839	47.617	11.099	20.12	16.398	135.281	67.6405	38.515	35.538	40.343
H9-01	73.868	45.555	13.951	11.46	20.144	123.545	61.7725	45.335	40.432	34.695
H30-01	79.495	65.154	17.624	22.536	24.994	173.338	86.669	48.93	42.057	69.391
H26-01	78.061	69.614	22.138	14.271	33.205	153.826	76.913	46.494	55.717	70.925
H25-01	63.85	49.856	16.617	–	33.239	146.276	73.138	44.66	–	42.272
H6-01	66.935	57.088	19.515	16.602	20.971	173.887	86.9435	40.173	40.024	61.048
H19-01	72.589	52.088	16.398	14.357	21.333	149.498	74.749	48.013	39.601	60.893
H23-01	74.558	62.272	18.843	14.351	29.078	158.569	79.2845	43.615	44.298	54.083
H1-01	78.031	55.29	29.089	11.042	15.159	168.057	84.0285	33.174	31.589	51.099
H20-01	48.381	37.305	14.348	7.374	15.583	166.076	83.038	31.19	26.453	30.41
H12-01	59.917	43.498	20.521	11.898	11.079	135.442	67.721	48.197	34.088	53.797
H3-01	65.257	55.409	18.876	18.888	17.645	176.173	88.0865	37.81	39.168	61.948
H34-01	66.006	54.938	16.813	21.312	16.813	161.535	80.7675	43.027	40.772	66.46
H31-01	65.6525	58.436	24.717	11.609	22.11	142.863	71.4315	50.964	46.97	60.962
H8-01	76.307	61.14	23.393	16.374	21.373	164.154	82.077	48.166	50.606	61.126
H10-01	48.783	48.783	17.217	5.74	25.826	158.711	79.3555	40.692	31.834	33.532
H28-01	51.557	38.738	11.067	–	27.671	115.131	57.5655	45.533	25.37	56.872
H24-01	76.744	58.684	20.144	8.574	29.966	156.628	78.314	39.983	34.176	34.176
H18-01	50.885	34.471	12.72	4.922	16.829	121.056	60.528	42.663	42.879	76.061
HP-3-01	60.786	50.08	18.916	12.896	18.268	150.822	75.411	49.7	48.747	41.174
HP-4-01	76.969	54.951	21.444	–	33.507	174.356	87.178	32.295	–	51.289
HP-5-01	53.484	39.921	10.492	9.085	20.344	132.091	66.0455	38.074	–	65.486
HP-6-01	53.961	42.709	10.486	5.964	26.259	114.546	57.273	47.85	–	69.391
HP-7-01	69.182	52.483	15.339	16.526	20.618	151.992	75.996	39.245	53.051	62.488
HP-9-01	48.564	34.506	9.713	8.928	15.865	117.862	58.931	35.191	32.475	63.258
HP-10-01	51.82	40.049	11.26	9.59	19.199	136.146	68.073	32.262	62.79	74.363
HP-11-01	52.927	41.419	9.974	10.096	21.349	113.808	56.904	46.231	47.778	68.091
HP-12-01	61.112	43.366	17.431	6.8	19.135	151.663	75.8315	28.955	40.488	56.066
HP-13-01	76.903	57.684	17.772	12.534	27.378	180.253	90.1265	36.457	38.412	50.236
HP-14-01	66.193	52.13	17.699	13.458	20.973	154.712	77.356	44.412	35.578	43.832
HP-15-01	47.047	35.028	8.185	13.032	13.811	116.204	58.102	50.528	44.297	67.655
HP-16-01	74.815	57.051	13.669	13.28	30.102	152.205	76.1025	42.346	47.041	62.045

APPENDIX 5.

Lateral relationships of *Hadimopanella oezgueli* from the Genestosa Member used for statistical analyses.

Nombre perfil	Height relationship			Radius relationship	Slope relationship			Features tubercles
	h/h1	h/h2	h/h3	r/h	tg α 1	tg α 2	tg α 3	base/tip
H38-01	3.477	3.304	2.441	1.713	0.591	1.111	1.222	0.324
H29-01	3.785	4.409	1.965	1.132	1.515	1.303	0.814	0.242
H13-01	4.682	2.344	2.780	1.534	0.750	0.738	0.978	0.407
H32-01	2.784	3.759	2.668	1.885	1.101	0.727	–	0.308
H21-01	4.290	2.367	2.904	1.421	0.796	0.714	0.849	0.600
H9-01	3.265	3.975	2.261	1.356	1.012	0.852	0.692	0.318
H30-01	3.697	2.891	2.607	1.330	1.148	0.902	2.659	0.318
H26-01	3.145	4.878	2.096	1.105	1.054	1.467	2.892	0.121
H25-01	3.000	0.000	1.500	1.467	0.988	0.000	0.909	0.180
H6-01	2.925	3.439	2.722	1.523	0.844	0.840	1.808	0.412
H19-01	3.176	3.628	2.442	1.435	1.111	0.827	1.796	0.195
H23-01	3.305	4.339	2.142	1.273	0.953	0.976	1.381	0.201
H1-01	1.901	5.007	3.647	1.520	0.654	0.615	1.239	0.311
H20-01	2.600	5.059	2.394	2.226	0.605	0.498	0.587	0.277
H12-01	2.120	3.656	3.926	1.557	1.118	0.677	1.366	0.425
H3-01	2.935	2.934	3.140	1.590	0.776	0.815	1.877	0.379
H34-01	3.268	2.578	3.268	1.470	0.933	0.862	2.295	0.537
H31-01	2.364	5.034	2.643	1.222	1.233	1.071	1.801	0.279
H8-01	2.614	3.734	2.861	1.342	1.117	1.218	1.813	0.215
H10-01	2.833	8.499	1.889	1.627	0.860	0.621	0.663	0.192
H28-01	3.500	0.000	1.400	1.486	1.019	0.474	1.532	0.178
H24-01	2.913	6.844	1.958	1.335	0.839	0.679	0.679	0.311
H18-01	2.710	7.003	2.048	1.756	0.922	0.929	4.029	0.309
HP-3-01	2.647	3.883	2.741	1.506	1.179	1.140	0.875	0.395
HP-4-01	2.563	0.000	1.640	1.586	0.632	0.000	1.248	0.091
HP-5-01	3.805	4.394	1.962	1.654	0.783	0.000	2.193	0.227
HP-6-01	4.073	7.161	1.626	1.341	1.105	0.000	2.659	0.154
HP-7-01	3.422	3.176	2.545	1.448	0.817	1.330	1.920	0.172
HP-9-01	3.553	3.865	2.175	1.708	0.705	0.636	1.985	0.172
HP-10-01	3.557	4.176	2.086	1.700	0.631	1.945	3.573	0.214
HP-11-01	4.153	4.103	1.940	1.374	1.044	1.102	2.486	0.212
HP-12-01	2.488	6.377	2.266	1.749	0.553	0.854	1.486	0.336
HP-13-01	3.246	4.602	2.107	1.562	0.739	0.793	1.202	0.385
HP-14-01	2.945	3.874	2.486	1.484	0.980	0.715	0.960	0.201
HP-15-01	4.280	2.688	2.536	1.659	1.214	0.976	2.433	0.257
HP-16-01	4.174	4.296	1.895	1.334	0.911	1.074	1.884	0.141

APPENDIX 6.

Histogram values: (1) maximum diameters measured in dorsal view sclerites; (2) heights measured in lateral view sclerites.

Dorsal name	Major diameter (Dmax) μm	Lateral name	height μm
HD-18-01	142.337	H38-01	40.523
HD-3-01	154.42	H29-01	61.696
HD-2-01	120.553	H13-01	42.183
HD-34-01	153.179	H32-01	37.346
HD-33-01	145.331	H21-01	47.617
HD-5-01	157.005	H9-01	45.555
HD-7-01	162.709	H30-01	65.154
HD-21-01	134.524	H26-01	69.614
HD-22-01	124.077	H25-01	49.856
H1-01	153.76	H6-01	57.088
H26-01	133.944	H19-01	52.088
HD-9-01	137.934	H23-01	62.272
HD-29-01	138.783	H1-01	55.29
HD-12-01	167.938	H20-01	37.305
H25-01	137.6	H12-01	43.498
HD-10-01	152.557	H3-01	55.409
HD-28-01	159.201	H34-01	54.938
HD-24-01	136.114	H31-01	58.436
HD-32-01	154.497	H8-01	61.14
HD-39-01	164.546	H10-01	48.783
HD-36-01	133.911	H28-01	38.738
HD-1-01	145.65	H24-01	58.684
HD-35-01	182.392	H18-01	34.471
HD-14-01	123.954	HP-3-01	50.08
HD-17-01	190.261	HP-4-01	54.951
HD-15-01	180.714	HP-5-01	39.921
H27-01	146.566	HP-6-01	42.709
HD-4-01	194.65	HP-7-01	52.483
HD-19-01	179.787	HP-9-01	34.506
H10-01	144.161	HP-10-01	40.049
H19-01	199.513	HP-11-01	41.419
HD-41-01	172.599	HP-12-01	43.366
HD-40-01	178.53	HP-13-01	57.684
		HP-14-01	52.13
		HP-15-01	35.028
		HP-16-01	57.051